



Trame verte et papillons de jour en contexte agricole : influence du paysage sur la dispersion, la diversité génétique et la composition des communautés

Anne Villemey

► To cite this version:

Anne Villemey. Trame verte et papillons de jour en contexte agricole : influence du paysage sur la dispersion, la diversité génétique et la composition des communautés. Sciences agricoles. Université d'Orléans, 2015. Français. NNT : 2015ORLE2052 . tel-01362048

HAL Id: tel-01362048

<https://theses.hal.science/tel-01362048>

Submitted on 8 Sep 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉCOLE DOCTORALE SANTE, SCIENCES BIOLOGIQUES ET CHIMIE DU VIVANT

Equipe Biodiversité, IRSTEA Nogent sur Vernisson

THÈSE

présentée par

Anne VILLEMÉY

soutenue le **7 décembre 2015**

pour obtenir le grade de **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline : Ecologie

Trame verte et papillons de jour en contexte agricole : influence du paysage sur la dispersion, la diversité génétique et la composition des communautés

Thèse dirigée par :

Frédéric ARCHAUX

Ingénieur Chercheur, Irstea

Philip ROCHE

Directeur de recherche, Irstea

Rapporteurs :

Jean-François ARNAUD

Professeur, Université de Lille

Hans VAN DYCK

Professeur, Université catholique de Louvain

Jury:

François LIEUTIER

Professeur émérite, Université d'Orléans

Jean-François ARNAUD

Professeur, Université de Lille

Hans VAN DYCK

Professeur, Université catholique de Louvain

Aurélie COULON

Maître de conférences, MNHN Paris

Sandrine PETIT

Directrice de recherche, INRA Dijon

Frédéric ARCHAUX

Ingénieur Chercheur, Irstea Nogent sur Vernisson

Philip ROCHE

Directeur de recherche, Irstea Aix en Provence

Président du jury

Rapporteur

Rapporteur

Examinatrice

Examinatrice

Encadrant

Directeur de thèse

Anne VILLEMÉY

Trame verte et papillons de jour en contexte agricole : influence du paysage sur la dispersion, la diversité génétique et la composition des communautés

Résumé : La mise en place Trame Verte et Bleue sur le territoire français a pour vocation de garantir la connectivité fonctionnelle entre habitats. C'est une des réponses politiques qui vise à enrayer le déclin actuel de la biodiversité, lié notamment à la destruction et à la dégradation des habitats. L'objectif de cette thèse est de quantifier l'effet de la connectivité, au regard d'autres facteurs environnementaux, sur la diversité des communautés et la diversité génétique des papillons de jour dans trois régions agricoles. Deux approches sont utilisées pour comprendre les processus qui sous-tendent ces patrons de diversité : i) l'étude de la communauté dans son ensemble et des groupes écologiques qui la compose, ii) l'étude de la résistance des milieux à la dispersion par génétique du paysage sur une espèce : le Myrtil (*Maniola jurtina* L.). Les résultats montrent que même si les caractéristiques locales jouent un rôle plus fort, la structure du paysage influence la composition des communautés. Ainsi, la quantité de terres arables réduit la richesse spécifique, la diversité génétique, et les flux de gènes chez le Myrtil. Les prairies hébergent des communautés diversifiées, incluant des espèces peu fréquentes. Les éléments linéaires enherbés supportent des communautés appauvries, mais favorisent la dispersion et la diversité génétique du Myrtil. La diversité des papillons est plus forte à proximité de boisements : les papillons pourraient bénéficier de ressources sur les lisières ; par ailleurs, les milieux boisés semblent à la fois limiter les flux de gènes du Myrtil tout en accroissant sa diversité génétique. La complémentarité des milieux soulevée ici nous invite à repenser le modèle classique en « sous-trames » indépendantes de la Trame Verte et Bleue. Selon les enjeux de conservation, les espèces et les contextes paysagers, il est nécessaire de distinguer les situations où, parmi un panel d'actions envisageables, améliorer la connectivité est une solution pertinente.

Mots clés : Biodiversité, communauté, connectivité, dispersion, génétique du paysage, *Maniola jurtina*, papillons de jour, traits des espèces

Green veining and butterflies in farmland: landscape effects on dispersal, genetic diversity and composition of communities

Summary: The implementation of the "Green and Blue Infrastructure" in France intends to ensure the functional connectivity of habitats (green veining). It is one of the nature conservation policies which aim to reduce the loss of biodiversity caused by the destruction and degradation of natural habitats. The objective of this work was to quantify the impact of connectivity, in comparison to other environmental factors, on the diversity of butterfly communities and their genetic diversity in three French agricultural regions. Two different approaches were applied to understand the underlying processes driving these diversity patterns: i) the study of the whole community and of the different ecological groups, ii) the study of landscape features resistances to butterfly dispersal using a landscape genetics approach on one species: the Meadow brown (*Maniola jurtina* L.). Our findings show that although local characteristics play a dominant role, landscape context does have an influence on community composition. Arable land cover decreases species diversity, and the Meadow brown genetic diversity and gene flow. Grasslands support more species rich communities, including non-frequent species. Grassy linear landscape elements host impoverished communities, but improve Meadow brown dispersal and enhance its genetic diversity. Species diversity is higher within grasslands in proximity to woody habitats: butterflies may benefit from resources on forest edges; moreover, woodlands seem to limit Meadow brown dispersal while increasing its genetic diversity. The habitat complementarity we evidenced here led us to question the classic model of ecological continuities as a collection of independent sub-networks, one for each type of habitat. According to conservation issues, species under interest and landscape contexts, we also need to identify situations where, among a broad panel of possible conservation actions, increasing connectivity is the most effective solution.

Keywords: Biodiversity, butterflies, community, connectivity, dispersal, landscape genetics, *Maniola jurtina*, species traits



IRSTEA
Domaine des Barres
45230 Nogent sur Vernisson



*« Le savant n'étudie pas la nature parce que cela est utile ;
il l'étudie parce qu'il y prend plaisir
et il y prend plaisir parce qu'elle est belle. »*

Henri Poincaré, 1908

A mon frère Robin,

Remerciements

Trois années de thèse... une aventure professionnelle et humaine ! C'est le fruit d'un travail collaboratif auquel de nombreuses personnes ont participé, que ce soit au niveau scientifique et technique pour mettre au point les protocoles, partager leurs compétences et leurs connaissances, récolter les données, relire les articles, mais aussi au niveau personnel à travers leur soutien et leur amitié. Je tiens ici à les remercier chaleureusement.

Je remercie tout particulièrement mon encadrant de thèse, Frédéric Archaux. Je lui suis reconnaissante pour sa très grande disponibilité et son soutien au quotidien. J'ai beaucoup appris à ses côtés, c'est lui qui m'a formée à la reconnaissance des papillons de jour et nos nombreuses discussions, source d'émulation scientifique, m'ont guidée tout au long de ces trois ans. Je lui adresse ici ma gratitude pour le temps qu'il a consacré à ma thèse, la patience dont il a fait preuve, et la confiance en moi qu'il a su rétablir dans les moments de doute. Entre liberté dans le travail, indépendance intellectuelle et disponibilité, il a su trouver le juste équilibre d'un encadrement qui s'adapte à mon tempérament.

Je remercie également mon directeur de thèse Philip Roche ; malgré l'éloignement géographique, il a su être présent lors des étapes décisives de mon travail. Il a toujours été source de très bons conseils. J'ai apprécié sa vision d'ensemble et sa prise de recul que lui confère sa position d'animateur du thème de recherche « Systèmes écologiques terrestres : dynamiques, vulnérabilité, ingénierie » au sein d'Irstea.

Je voudrais remercier les rapporteurs de cette thèse Hans van Dyck et Jean-François Arnaud qui ont aimablement accepté d'évaluer mon travail. J'associe à ces remerciements Aurélie Coulon et Sandrine Petit qui ont consenti à examiner mon travail.

Pour leur implication dans le projet, le développement de l'échantillonnage des communautés de papillons et l'animation de la récolte de données dans les régions Aquitaine et Midi-Pyrénées, un grand merci à Inge van Halder et Annie Ouin. J'ai pris plaisir à travailler avec elles, je garde en mémoire nos discussions passionnées sur les plans d'échantillonnage et les protocoles. Inge m'a inspirée pour sa rigueur et son organisation, Annie m'a appris à relativiser.

C'est grâce à l'implication de Michel Baguette et Virginie Stevens dans le projet Levana que la partie génétique du paysage de mon travail a pu être développée. Ils m'ont accueillie au CNRS de Moulis pendant quelques mois, le temps de réaliser les analyses génétiques. Je leur suis très reconnaissante pour leurs conseils avisés dans le choix de l'espèce, la récolte des échantillons, les manipulations en laboratoire, les analyses de données, et leurs relectures attentives.

Obtenir les données génétiques de ma thèse n'aurait pas été possible sans l'aide précieuse et l'expérience de Murielle Richard. C'est elle qui a mis au point les protocoles d'extraction, d'amplification et de lecture des échantillons génétiques. Elle m'a formée au travail de paillasse et a veillé au bon déroulement des opérations. J'ai en souvenir de très fastidieuses séances de « lecture de pics » en sa compagnie, heureusement que l'humour était au rendez-vous !

Je remercie très sincèrement William Peterman que j'ai contacté lors de l'analyse des données génétiques et qui s'est impliqué sans contrepartie dans le projet. Ces conseils avertis lors de nos très nombreux échanges transatlantiques m'ont énormément aidée dans le développement des méthodes analytiques.

Je tiens à remercier chaleureusement Hilaire Martin qui m'a transmis ces compétences en Systèmes d'Informations Géographiques depuis mon stage de fin d'études. Ses réflexions sur les indices paysagers, sur les méthodes d'extractions des informations géographiques et sur les logiciels m'ont été très utiles. Il s'est beaucoup investi à mes côtés dans la récolte des données flore et papillon de la région Bourgogne. Je me souviens de quelques relevés épiques en compagnie de bovins pas toujours conciliants !

Richard Chevalier m'a apporté son appui dans la mise au point du protocole flore, il m'a transmis ses astuces pour reconnaître certaines espèces et m'a aidée pour l'identification des plantes difficiles. C'est grâce aux sorties hebdomadaires de l'atelier botanique des Barres, dont Richard est le principal organisateur, que j'ai perfectionné en continu mes compétences botaniques.

La méthodologie de sélection des paysages d'étude a été mise au point en concertation avec François Catalayud avec lequel j'ai longuement échangé sur la qualité des informations géographiques, les différents indices de connectivité et la chaîne de traitement. Sa stagiaire Ihsane Lahlou a sélectionné les paysages d'étude de la région Midi-Pyrénées et participé aux vérifications sur le terrain.

Je remercie également Luc Barbaro, Emmanuel Corcket et Marie-Lise Benot pour leurs apports et leurs remarques pertinentes sur les protocoles d'échantillonnage des communautés de plantes et de papillons, ainsi que Benoit Fontaine qui a accepté de participer à mon comité de thèse.

Je suis redevable à Anaïs Charmeau : elle a récolté l'ensemble des échantillons génétiques dans la région Midi-Pyrénées, et elle a su faire preuve d'une bonne résistance à la canicule et d'une grande autonomie.

Isabelle Bilger m'a accompagnée et a participé à la capture des Myrtils en Bourgogne. Son agréable compagnie a été salutaire pour rompre la routine des journées de terrain en solitaire.

Simon Rolland, Claire Lorel, Pauline Tessier, Mélanie Laurent et Théophile Olivier ont fait partie des stagiaires Levana avec lesquels j'ai interagi. Ils ont, chacun à leur façon, apporté leur pierre à l'édifice et animé mes trois années de thèse.

Je remercie aussi toutes les personnes qui ont participé aux récoltes de données à Toulouse et Bordeaux et que n'ai malheureusement pas eu la chance de côtoyer : J. Chenot, P. Tessier, A. Chemin, J. Dudit, G. Lamontagne, B. Lamouroux, M. Tessier, R. Rudelle, J. Willm, B. Castagneyrol, Y. Charbonnier et F. Vetillard.

J'adresse ici mes remerciements aux responsables du programme DIVA qui ont organisé des séminaires internes et animé une école thématique Trame Verte et Bleue. Les échanges avec les autres participants de DIVA ont été très enrichissants et source d'inspiration, je remercie notamment Jean-Christophe Foltête pour ses conseils et ses explications sur la théorie des graphes et sur les indices de connectivité.

Mon travail de thèse s'est enrichi de rencontre et de discussions avec Jérôme Rousselet et Julien Haran de l'INRA d'Orléans.

Un grand grand merci à Yoan Paillet pour ses patients conseils en analyse de données et en statistiques, son regard critique au quotidien qui forge l'esprit scientifique, sa relecture attentive et constructive du présent manuscrit, et bien sûr son amitié à toute épreuve !

Aisha et Jarad du CNRS de Moulis et Vicki Moore ont œuvré à améliorer mon niveau en anglais. Thanks a lot!

Merci également à ceux qui ont, de près ou de loin, consciemment ou non, développé mon goût pour la recherche et la biologie de la conservation : Fabrice Requier, Jean-Yves Barnagaud et Aurélien Besnard.

Merci à Cécile Joyeau, Lisa Laurent, Rémy Gobin, Marie-Charlotte Savalli, pour la bonne humeur au quotidien, les sorties vélos, pêches, baignade, géocaching, les soirées télévisées, et tous les autres à-côtés de ma vie de doctorante.

Pour finir, je remercie tous les agriculteurs qui nous ont permis de travailler dans leurs parcelles.

Cette thèse a été financée pour moitié par la région Centre et pour moitié par Irstea. Elle s'inscrit dans le projet LEVANA financé par le Ministère de l'écologie (programme DIVA 3, contrat n°12-MBGD-DIVA-5-CVS-030).



spatiale
papillons éléments
génétique
biodiversité
plus Myrtil
être
distance flux
individus
effet linéaires
caractéristiques
également
marqueurs
modèles
gènes
milieux
étude
connectivité
habitats
peut
études
distribution agricoles
paysages
communautés
prairies
peuvent
espèces
populations
habitat
espèce
entre

Ecology
France
composition
grasslands
Conservation
abundance
agricultural
variables
communities
butterflies
study
area
used
grassland
dispersal
elements
genetic
grassy
patches
Landscape
population
effects
habitat
connectivity
richness
habitats
fragmentation
effect
diversity
butterfly
landscapes
community
size
local
de
linear
Journal
brown
landscapes
size
local
de
linear
Journal
brown

Liste des valorisations

Articles scientifiques

Villemey A., van Halder I., Ouin A., Barbaro L., Chenot J., Tessier P., Calatayud F., Martin H., Roche P., Archaux F. (2015). Mosaic of grasslands and woodlands is more effective than habitat connectivity to conserve butterflies in French farmland. *Biological Conservation* 191: 206-215. (Partie I)

Villemey A., Peterman W., Richard M., Ouin A., van Halder I., Stevens V.M., Baguette M., Roche P., Archaux F. *Butterfly dispersal in farmland: a replicated landscape genetics study on the meadow brown butterfly (Maniola jurtina)*. *Landscape Ecology*, under review. (Partie II)

Villemey A., Richard M., Ouin A., van Halder I., Stevens V. M., Baguette M., Roche P., Archaux F. *Habitat isolation and management intensity decrease genetic diversity in the meadow brown butterfly (Maniola jurtina)*. *Conservation Genetics*, under review. (Partie III)

Richard M., **Villemey A.**, Stevens V. M., Blanvillain G., Dardenne S., Baguette M. *Fifteen new polymorphic microsatellite loci for the meadow brown butterfly, Maniola jurtina*. *Biochemical Systematics and Ecology*, minor revision. (Méthodes)

Thierry M., van Halder I., Archaux F., Barbaro L., Ouin A., **Villemey A.**, Benot M.-L. *Local and landscape features affecting butterfly communities in grassland and herbaceous linear elements*, in prep. (Annexe A)

Olivier T., Schmucki R., Fontaine B., **Villemey A.**, Archaux F. *Butterfly assemblages in residential gardens are driven by species habitat preference and mobility*. *Landscape Ecology*, in press. (Annexe B)

Communications orales

Villemey A., van Halder I., Ouin A., Barbaro L., Chenot J., Tessier P., Calatayud F., Martin H., Roche P., Archaux F. *Butterflies and landscape connectivity. Do effects depend on species traits and conservation value?* 27th International Congress for Conservation Biology, 4th European Congress for Conservation Biology, Montpellier, 2-6 août, 2015.

Villemey A., Peterman W., Richard M., Ouin A., van Halder I., Stevens V., Baguette M., Roche P., Archaux F. *Quantifying landscape resistance to species dispersal from genetic data: a multi-site study on the meadow brown butterfly (Maniola jurtina)*. 9th International Association for Landscape Ecology World Congress, Portland (Oregon), July 5-10, 2015.

Ouin A., Andrieu E., Alard D., Alignier A., Archaux F., Bailey S., Barbaro L., Corcket E., van Halder I., Vigan M., **Villemey A.**, Deconchat M. *Impact de la structure des lisières bois / parcelles agricoles sur les plantes et les pollinisateurs (apoïdes et papillons)*. 7èmes Journées françaises de l'Ecologie du Paysage, Dijon, 27-30 octobre 2014.

Posters

Villemey A., Ouin A., van Halder I., Archaux F. *Influence des lisières forestières sur les communautés de Rhopalocères*, séminaire DIVA 3, Bourg en Bresse, 14-16 novembre 2012.

Table des matières

Introduction	1
1- Organisation spatiale de la diversité du vivant	3
a- Distribution des espèces dans des paysages hétérogènes	3
b- Structuration génétique des populations	5
c- Vers une unification des théories de distribution des gènes et des espèces	6
d- La dispersion : un processus clé dans le fonctionnement des populations et des communautés	7
2- Les effets de la fragmentation des habitats sur la biodiversité	10
a- Déclin de la diversité spécifique	10
b- Diminution de la diversité génétique et réduction des flux de gènes	10
c- Variabilité des réponses individuelles et spécifiques	12
d- Des effets qui dépendent de l'échelle spatiale et temporelle	12
3- La connectivité : trait d'union entre paysage et biodiversité	13
a- Connectivité réelle : souvent inconnue	13
b- Connectivités structurelle et fonctionnelle : des alternatives pertinentes	14
c- L'apport de la génétique du paysage dans l'étude de la connectivité	17
4- Les papillons comme modèle d'étude	19
a- Un groupe bien connu, sensible aux modifications du milieu	19
b- Des communautés filtrées par les facteurs locaux et paysagers	20
c- Un groupe encore peu étudié par la génétique du paysage	21
5- Cadre de l'étude	21
a- Biodiversité des paysages agricoles	21
b- Objectif général de la thèse	23
c- Organisation du manuscrit	24
Méthodes : Sélection des sites d'étude et développement des marqueurs génétiques	29
<i>FIFTEEN NEW POLYMORPHIC MICROSATELLITE LOCI FOR THE MEADOW BROWN BUTTERFLY, MANIOLA JURTINA</i> 38	
Partie I : La connectivité des habitats filtre les communautés observées localement ..	43
<i>MOSAIC OF GRASSLANDS AND WOODLANDS IS MORE EFFECTIVE THAN HABITAT CONNECTIVITY TO CONSERVE BUTTERFLIES IN FRENCH FARMLAND</i>	
	46
Partie II : Inférer la résistance des milieux à la dispersion du Myrtil par la génétique du paysage	77
<i>BUTTERFLY DISPERSAL IN FARMLAND: A REPLICATED LANDSCAPE GENETICS STUDY ON THE MEADOW BROWN BUTTERFLY (MANIOLA JURTINA)</i>	
	80
Partie III : La diversité génétique du Myrtil décroît avec l'isolement des habitats et l'intensité de gestion	99

<i>HABITAT ISOLATION AND MANAGEMENT INTENSITY DECREASE GENETIC DIVERSITY IN THE MEADOW BROWN BUTTERFLY (MANIOLA JURTINA)</i>	102
--	-----

Discussion et perspectives121

1- Synthèse des résultats obtenus.....	125
a- Un effet prépondérant des caractéristiques locales et du paysage proche.....	125
b- Le rôle des éléments linéaires	125
c- La connectivité des prairies : un effet relativement faible.....	127
d- Les boisements : des résultats surprenants.....	127
e- La complémentarité des milieux	128
2- Apports méthodologiques de la thèse	129
a- Sélection des unités d'échantillonnage à l'échelle paysagère.....	129
b- Comparaison des méthodes de modélisation de la connectivité.....	130
c- Prise en compte de la non-indépendance des données en génétique du paysage.....	130
3- Limites de l'étude	131
a- Conception des plans d'échantillonnage.....	131
b- Le Myrtil comme espèce modèle.....	132
c- Dimension temporelle en écologie et en génétique du paysage.....	133
4- Perspectives	135
a- Le paysage : une mosaïque de taches de milieux et de qualité variés	135
b- L'intégration de données complémentaires en génétique du paysage.....	136
c- Vers des modèles combinant sélection d'habitat et dispersion.....	137

Conclusion : la place de la connectivité dans le cadre des politiques de conservation de la biodiversité.....140

Références.....144

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires159

<i>LOCAL AND LANDSCAPE FEATURES AFFECTING BUTTERFLY COMMUNITIES IN GRASSLAND AND HERBACEOUS LINEAR ELEMENTS</i>	160
---	-----

Annexe B : Les assemblages de papillons dans les jardins sont déterminés par la mobilité et les préférences d'habitat des espèces.....183

<i>BUTTERFLY ASSEMBLAGES IN RESIDENTIAL GARDENS ARE DRIVEN BY SPECIES' HABITAT PREFERENCE AND MOBILITY</i>	184
--	-----

Annexe C : Abondance du Myrtil en fonction des caractéristiques locales et paysagères.....199

Liste des Figures

Figure 1 : Evolution historique de la prise en compte de la dimension spatiale du paysage dans la distribution des espèces. 4

Figure 2 : Les différents filtres qui sélectionnent les espèces et régissent les assemblages de communautés observées au niveau local. Le pool d'espèce global est filtré par le contexte biogéographique, par la tolérance des espèces aux conditions abiotiques et enfin par les interactions intra- et inter-spécifiques. Figure inspirée de Lortie et al. (2004). 5

Figure 3 : Effets du paysage sur la structuration génétique des populations. Le paysage intervient dans la localisation des individus, la taille des populations et les échanges entre populations. Il influe donc sur la distribution spatiale de la diversité génétique et les flux de gènes..... 6

Figure 4 : Influence du paysage sur les différentes phases de la dispersion. L'émigration de la tache, le transfert dans la matrice et l'installation dans une nouvelle tache dépendent de l'interaction entre la structure du paysage et les traits des individus. D'après Baguette et van Dyck (2007). 8

Figure 5 : Rôle du mouvement des individus sur la structuration spatiale de la biodiversité. Le déplacement d'un individu dépend de son statut interne (raisons de se déplacer : exploration, recherche d'énergie, de sécurité, de partenaires), de ses capacités locomotrices et de sa perception de l'environnement, eux-mêmes influencés par des facteurs externes (caractéristiques biotiques et abiotiques de l'environnement, Nathan et al. 2008). En retour, le mouvement de l'individu modifiera son statut interne. Par leurs mouvements, les individus relient des communautés et des écosystèmes autrement séparés. En plus des individus en eux-mêmes, ces mouvements peuvent également supporter des flux de gènes, de ressources et de processus entre habitats. Les interactions intra- et inter- spécifiques résultant de ces flux vont impacter la coexistence des espèces et la biodiversité via des mécanismes de stabilisation et d'égalisation (Chesson 2000). D'après Jeltsch et al. (2013)..... 9

Figure 6 : Effets de la destruction des habitats sur la diversité spécifique et génétique. Figure inspirée de Didham et al. (2012) et Kupfer et al. (2006)..... 11

Figure 7 : Lien entre contexte paysager, fonctionnement des populations et indice(s) de connectivité adapté(s)..... 15

Figure 8 : Continuum entre connectivité structurelle, fonctionnelle et réelle selon les informations nécessaires à la modélisation spatiale et la précision, le réalisme des informations obtenues. Figure inspirée de Saura (2009). 16

Figure 9 : Modèle conceptuel de l'influence du temps et de l'espace sur les processus étudiés en écologie du paysage et en génétique des populations. La génétique du paysage cherche à comprendre comment l'hétérogénéité spatiale et temporelle du paysage structure la distribution spatiale de la diversité génétique en modifiant les processus de sélection et les flux de gènes. Figure tirée de Wagner et Fortin (2012). 17

Figure 10 : Illustration du problème de non-indépendance des mesures de distances génétiques, ici entre trois populations. 18

Figure 11 : Cadre général de la thèse. Le rôle du paysage comme filtre des assemblages sera appréhendé grâce à l'écologie du paysage. Les outils développés en génétique du paysage seront mis à profit pour

estimer la résistance des milieux à la dispersion des papillons et l'influence du contexte paysager sur la diversité génétique. <i>En italique : non traité dans cette thèse.</i>	23
Figure 12 : Illustrations des hypothèses testées dans la Partie I.	25
Figure 13 : Illustrations des hypothèses testées dans la Partie II.	26
Figure 14 : Illustrations des hypothèses testées dans la Partie III.	27
Figure 15 : Etapes de la sélection des fenêtres paysagères et sources d'informations utilisées.	32
Figure 16 : Localisation des sites d'étude.....	33
Figure 17 : Photographies des zones d'étude. A gauche : en Bourgogne, au centre : en Aquitaine, à droite : en Midi-Pyrénées.	33
Figure 18 : Relation entre proportion de prairies et connectivité des prairies (après vérifications sur le terrain) des fenêtres sélectionnées dans les trois régions étudiées.....	34
Figure 19 : Abondance du Myrtil par type d'habitat en France (Suivi Temporel des Rhopalocères de France). Figure extraite de Manil et al. (2015).....	35
Figure 20 : Abondance du Myrtil le long du gradient forêt-milieu ouvert. Données issues du projet BILISSE (Deconchat et al. 2014).	35
Figure 21 : Femelle de Myrtil avec plages fauves à l'intérieur des ailes antérieures et gros ocelles (en haut à gauche, crédit : F. Archaux), et mâle uniformément brun à l'intérieur des ailes antérieures, larges androconies sombres et ocelles plus petits (en bas à droite, crédit : Philippe Mothiron).	36
Figure 22: Correlation between pairwise F_{st} with 14 loci without ENA correction and F_{st} with 14 loci with ENA correction or F_{st} with the 9 loci with no significant departure from Hardy-Weinberg equilibrium over the 6 populations.	41
Figure 23: Sampling design. Three regions with six 5 x 5 km study landscapes per region. In each study landscape, transects were selected in grassland patches and grassy linear elements (road verges and grassy strips) along a gradient of grassland patch connectivity estimated from graph theory (for details see the main text).	50
Figure 24: Effects of woodland on butterflies in semi-natural grassland patches. (A) Species richness of specialists with Hanski index ($\alpha = 2$), (B) species richness of sedentary with Hanski index ($\alpha=4$), (C) species richness of generalist and mobile species with the proportion of woodland in 250 m, (D) abundance of sedentary and specialist butterflies with the proportion of woodland in 100m, (E) abundance of generalist butterflies with the proportion of woodland in 250m and (F) community conservation value with the proportion of woodland in 250m. In graphs A–B–C–D–E, the x scale is log transformed, plain lines are given for illustrative purposes, refer to Tableau 4 for model coefficients.	55
Figure 25 : Effects of the distance to the nearest grassland patch on butterflies in grassy linear element. (A) Species richness of specialist and sedentary species, (B) abundance of specialist and sedentary species and (C) community conservation value. In graphs A–B, the x scale is log transformed, plain lines are given for illustrative purposes, refer to Tableau 4 for model coefficients.....	56

Figure 26: Sampling design. Three regions and six 5 x 5 km study landscapes per region were considered. In each study landscape, sample locations were randomly selected on a regular 500 x 500 m grid placed 500 m away from the border. 83

Figure 27: Flow-chart of methods used to assess landscape effect on gene flow; example with two locations. A: land use map of the study landscape. B: selection of a particular land use class, here woodland (in black). C: illustration of the transect-based method. D: creation of the two inverse resistance surfaces reflecting woodland resistance and conductance hypotheses, back: high resistance value, white: low resistance value. E: electric current if we consider woodland as a dispersal enhancer (above) or as a barrier (below). F: least cost paths if we consider woodland as a dispersal enhancer (above) or as a barrier (below). 87

Figure 28: Sampling design. Three regions and six 5 x 5 km landscape samples per region were considered. In each landscape sample, genetic sample locations were randomly located on a regular 500 x 500 m grid placed 500 m from the border. 104

Figure 29: Relationship between allelic richness (3 loci) and the proportion of grassy strips at the landscape level in the three regions. Filled circles represent observed values; solid lines, estimates from the best model; and dashed lines, 95 % confidence intervals. 111

Figure 30: Relationship between allelic richness (3 loci) and woodland connectivity ($\log(dPC_flux)$, center-scaled) at the local level in the three regions showing observed values (filled circles), estimates from the best model (solid lines) and 95 % confidence intervals (dashed lines). 111

Figure 31: Relationship between allelic richness (6 loci) and proportion of arable lands in 250 m (center-scaled) in the three regions with observed values (filled circles), estimates from the best model (solid lines) and 95 % confidence intervals (dashed lines). 112

Figure 32 : Allelic richness (3 loci) of *M. jurtina* at the local level with the occurrence of mowing event(s) during the field work season in the three regions. Observed values (filled circles, size is proportional to the number of locations), model estimates (open circles) and 95 % confidence intervals (vertical bars) are shown. 112

Figure 33 : Photographies illustrant la variabilité spatio-temporelle des prairies. 127

Figure 34 : Complémentarité des milieux pour les papillons de jour dans les paysages agricoles. 129

Figure 35 : Exemple d'un échantillonnage génétique orienté. Chaque point noir représente un point d'échantillonnage. Chaque paire de points est positionnée de part et d'autre d'un ensemble paysager homogène de manière à évaluer la résistance du milieu à la dispersion. La couleur des traits symbolise les milieux séparant les points. 132

Figure 36 : Relation entre distance génétique et distance géographique selon la capacité de dispersion de l'espèce. Chez les espèces peu dispersives (type A), la dérive génétique surpasse les flux de gènes, la distance génétique est élevée quelle que soit la distance géographique. Pour les espèces à capacité de dispersion intermédiaire (type B), la distance génétique augmente avec la distance géographique. Quand les espèces ont de fortes capacités de dispersion (type C), les flux de gènes dépassent les effets de la dérive génétique, la distance génétique est faible quelle que soit la distance géographique. Figure extraite de Phillipsen et al. (2015). 133

Figure 37 : Evolution des paysages agricoles de l'une des zones d'étude du projet (autour de Méré, Yonne) entre 1948 et 2011. On peut noter un changement du parcellaire particulièrement drastique lié au remembrement entre 1962 et 1984.	134
Figure 38 : Proposition d'un modèle combinant sélection de l'habitat et dispersion dans un environnement hétérogène. Ici le kernel de dispersion et la résistance des structures paysagères à la dispersion de l'espèce sont déterminés grâce à la génétique du paysage. La surface de résistance peut être paramétrée en appliquant la méthode des chemins de moindre coût, la théorie des circuits ou des modèles individu-centrés.	139
Figure 39 : Propositions de gestion selon différents cas concrets. Lorsque l'ensemble des taches d'habitat est accessible aux individus, améliorer la connectivité n'aura pas d'effet (situation A), de même lorsque les individus sont cantonnés à une seule tache (situation C). Entre ces deux extrêmes, un optimum existe pour lequel accroître la connectivité en améliorant la perméabilité de la matrice aura un effet positif sur la biodiversité (situation B).	141
Figure 40 : Conception de la Trame Verte et Bleue comme un ensemble de sous-trames. Illustration tirée de Allag-Dhuisme et al. (2010a).	142
Figure 41 : Deux visions différentes du fonctionnement du paysage : modèle tache / matrice / corridor vs paysage en mosaïque.	142
Figure 42: Sampling design with the three regions with each six 5 x 5 km study landscapes. In each study landscape butterflies were sampled in 8 grasslands and 8 linear elements.	162
Figure 43 : Box plots of butterfly community species richness, Rao's quadratic entropy and community weighted mean rarity values in grasslands and linear elements with element type effect significance (GLMM: $P < 0.001$: ***, $0.001 < P < 0.01$: **, $0.01 < P < 0.05$: * and $P > 0.05$: ns).	165
Figure 44 : Box plots of butterfly community weighted mean traits values in grasslands and linear elements with element type effect significance (GLMM: $P < 0.001$: ***, $0.001 < P < 0.01$: **, $0.01 < P < 0.05$: * and $P > 0.05$: ns).	165
Figure 45 : Grassland butterfly community composition inertia explained by local, landscape and regional variables from best CCAs ($P < 0.001$: ***, $0.001 < P < 0.01$: **, $0.01 < P < 0.05$: * and $P > 0.05$: ns). Circles: CCAs and rectangles: partial CCAs.	166
Figure 46 : Linear element butterfly community composition inertia explained by local, landscape and regional variables from best CCAs ($P < 0.001$: ***, $0.001 < P < 0.01$: **, $0.01 < P < 0.05$: * and $P > 0.05$: ns). Circles: CCAs and rectangles: partial CCAs.	166
Figure 47 : Effect on grassland butterfly species richness of (a) flower abundance and (b) management intensity, dotted lines represent standard error, other variables were fixed at their mean and landscape within region effect as random effect.	167
Figure 48 : Effect on species richness of distance to the nearest woody habitat in grasslands illustrated with standard error (dotted lines), other variables fixed at their mean and landscape within region effect as random effect.	168

Figure 49 : Effect on species richness of distance to the nearest grassland in linear elements (green) illustrated with standard error (dotted lines), other variables fixed at their mean and landscape within region effect as random effect.	168
Figure 50 : Effect of vegetation height (cm) ($R^2 = 0.06$) and forest edges percentage ($R^2 = 0.14$) on community-weighted-mean habitat specialization in linear elements illustrated with standard error (dotted lines), other variables fixed at their mean and landscape within region effect as random effect.	170
Figure 51: Location of the gardens under study and biogeographic regions.	187
Figure 52: Estimates of the urban gradient impact on the abundance of the species groups regarding their habitat preference and on the species richness at the three spatial scales (100 m, 500 m and 2 000 m).	191

Liste des tableaux

Tableau 1 : Les quatre processus fondamentaux qui régissent la diversité des allèles au sein des populations et la diversité des espèces au sein des communautés. Adapté de Vellend (2010).	7
Tableau 2 : Description des 18 fenêtres paysagères choisies. Localisation, proportion par classe d'occupation du sol et connectivité des prairies. Les fenêtres sont classées par type d'agriculture (bio / non bio) et par connectivité croissante des prairies avant vérifications des prairies sur le terrain.	34
Tableau 3: Characteristics of 15 microsatellite loci in <i>Maniola jurtina</i> , tested on 96 individuals from 6 populations, from several regions in France (from North-East to South-West: Lorraine, Franche-Comte, Burgundy, Midi-Pyrenees, Aquitaine).....	40
Tableau 4: Pairwise Fst (14 loci) estimated with FreeNA, with or without the ENA correction described in Chapuis and Estoup (2007) and for 9 loci (with no significant departure from Hardy-Weinberg equilibrium over the populations) for the six populations (from North-East to South-West: Lorraine (AI), Franche-Comte (FC), Burgundy (BO, CN), Midi-Pyrenees (TB), Aquitaine (BN)). The ENA correction method was found to efficiently correct for the positive bias induced by the presence of null alleles on FST estimation and provide accurate estimation of FST in presence of null alleles.....	41
Tableau 5: The best generalized linear mixed-effects models (lowest AIC) fitting the effects of landscape connectivity and habitat quality on community conservation value, species richness and abundance of all butterfly species, specialist, generalist, sedentary, and mobile species in (1) semi-natural grassland patches and (2) grassy linear elements. For each model, effects, significance levels of the variables retained (connectivity metrics are identified), AIC, AIC of the null model, marginal and conditional R ² are displayed.	54
Tableau 6: Main characteristics of the six selected microsatellite markers for the meadow brown butterfly. Number of alleles, null allele frequencies, expected and observed heterozygosity (He and Ho) are given for males (N=1000) and females (N=526).....	85
Tableau 7: Models with the Kosman distance for each sex, analytical approach and region. Models 2 AIC points lower than the null model are displayed. Variable(s) selected, effect(s), p-value(s) and Rm ² , Rc ² and p are given. For least cost path and circuit theory, the models tested were univariate. In the transect-based analyses, we tested for multivariate models; if more than one variable was selected, Rm ² , Rc ² and p correspond to the best additive model.....	88
Tableau 8: Main characteristics of the 6 selected microsatellite markers for <i>M. jurtina</i> . Number of alleles, null allele frequencies, expected and observed heterozygosity (He and Ho) are given for males and females. In bold, the 3 loci with less than 10% of null alleles.....	106
Tableau 9: Hypothesis tested, datasets used, sample size and variables tested.	110
Tableau 10: Best models and models lower than 2 AICc points from the null model, dataset used, number of loci to compute allelic richness, fixed effect(s), random effect(s), AICc, AICc of the null model, and adjusted R ² are displayed. See Figure 29, Figure 30, Figure 31, and Figure 32 for illustrations.	113
Tableau 11 : Synthèse des résultats sur le rôle des facteurs locaux et paysagers sur la diversité des communautés, la diversité génétique et la dispersion du Myrtil. + : effet positif, - : effet négatif, ns : effet non significatif et NA : non testé.	124

Tableau 12: Best-fitting model results explaining butterfly species richness in grassland and linear elements at local and landscape scales with landscape within region effect included as random effect.....	168
Tableau 13: Best-fitting model results explaining butterfly community Rao's quadratic entropy and community-weighted-mean trait values in grassland at local and landscape scales with landscape within region effect included as random effect.	169
Tableau 14: Best-fitting model results explaining butterfly community Rao's quadratic entropy and community-weighted-mean trait values in linear elements at local and landscape scales with landscape within region effect included as random effect.	170
Tableau 15: List of species and groups of species with their corresponding habitat preference, mobility and frequency in the data set. Habitat preference is defined by: F = forest-edge, G = grasslands, M = field-margin; and mobility by: L = low, M = medium and H = high. In parentheses, dominant species (in italics) or species group name.....	187
Tableau 16: Best model for three scales (100, 500 and 2,000 m) with delta AIC calculated against the minimum adequate model observed for abundance in each of three groups of butterfly given their habitat preference, and for the total species richness.	190
Tableau 17: Contributions of explanatory variables to the two first components of the PCA computed for 100, 500 and 2,000 meters buffers.....	191
Tableau 18: Effect [estimate (standard error)] of urban and agricultural gradients, latitude, elevation and climatic variables on the abundance of butterfly and total species richness estimated from the best models. Spatial scale selected for each response variable is indicated in brackets in column headings, with the marginal R2 corresponding to the model.	192
Tableau 19 : Meilleurs modèles expliquant l'abondance des Myrtils sur les transects échantillonnés en prairies et sur les éléments linéaires. Variables retenues (locales et paysagères), pentes, erreurs standards (entre parenthèses), niveaux de significativité (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$), AIC, AIC du modèle nul, ajustements des effets fixes (R_m^2), et des effets fixes et aléatoires (R_c^2).	200

Introduction



Introduction

La biodiversité est un terme apparu dans les années 1980, c'est la contraction de « biological diversity » (Wilson et Peter 1988). La biodiversité regroupe la variabilité génétique des organismes, la diversité des espèces et des écosystèmes ainsi que les processus écologiques et évolutifs qui sous-tendent le fonctionnement du vivant. Ainsi, c'est la somme de toutes les variations biologiques, du gène à l'écosystème (Noss 1990).

Depuis plusieurs décennies, les activités humaines contribuent fortement au déclin de la biodiversité, de manière indirecte *via* les changements climatiques et de manière directe par la destruction et la détérioration des milieux naturels et la fragmentation des paysages (Millenium Ecosystem Assessement 2005). Le déclin actuel de la biodiversité est tel que certains auteurs ont avancé la notion de « sixième crise d'extinction » par analogie avec les crises d'extinctions massives observées dans l'histoire de la biosphère (Barnosky et al. 2011).

Au premier plan des changements globaux, la modification des paysages, la destruction et la fragmentation des habitats¹ par les activités humaines sont des facteurs considérables dans le déclin de la biodiversité. En conséquence, ils sont des objets d'étude majeurs en biologie de la conservation² (Ewers et Didham 2006; Fischer et Lindenmayer 2007). La destruction des habitats inclut différents processus (Laurance 2008) : une diminution de la surface totale d'habitat, une augmentation du nombre de taches d'habitat, une diminution de la surface des taches, un isolement des taches plus important et une diminution possible de la qualité de ces taches (ratio lisière/surface des taches accru). Si le débat a longtemps persisté sur la nécessité de séparer l'effet de la perte d'habitat de l'effet de la fragmentation en elle-même (Ewers et Didham 2006; Fahrig 2003; fragmentation *per se* à surface d'habitat constante, MacGarigal et Cushman 2002), il apparaît qu'en milieu naturel, il est très difficile d'estimer l'influence respective de ces deux processus et qu'ils agissent de concert lors de la destruction des habitats (Didham et al. 2012; Fahrig 2013; Villard et Metzger 2014).

Les capacités et les modalités de dispersion³ des organismes sont des processus clés par lesquels les populations⁴ et les communautés⁵ vont répondre à la structure⁶ et à la dynamique d'altération du paysage. L'interaction fonctionnelle entre la dispersion et la structure du paysage définit que ce l'on nomme la connectivité fonctionnelle du paysage. La connectivité fonctionnelle à l'échelle du paysage permet d'améliorer la résilience des populations et des communautés en réponse à des perturbations qui dégradent leurs habitats (Olds et al. 2012). Elle permet notamment aux individus de trouver refuge dans des taches d'habitat non perturbées ou bien de recoloniser des

¹ Habitat : ensemble des localisations qui fournissent à une population les ressources dont elle a besoin pour se maintenir dans le milieu. Ce qui constitue un habitat est largement dépendant de l'espèce étudiée.

² Biologie de la conservation : champ de recherche multidisciplinaire qui s'est développé en réponse aux enjeux de préservation des espèces et des écosystèmes.

³ Dispersion : déplacement d'un individu de son lieu de naissance à son lieu de rencontre de partenaire de reproduction et d'élevage des jeunes, ou d'un lieu de reproduction à un autre.

⁴ Population : ensemble des individus d'une même espèce présents dans un même lieu géographique et se reproduisant.

⁵ Communauté : ensemble d'organismes écologiquement et/ou évolutivement proches en interaction dans un même habitat.

⁶ Par structure du paysage on entend composition et configuration des taches (cf. MacGarigal, K., Cushman, S.A., Ene, E., 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. University of Massachusetts, Amherst.).

habitats après perturbation. Elle permet aussi de compléter à l'échelle du paysage les ressources (alimentation, reproduction, ...) nécessaires qui pourraient être insuffisantes voire absentes au sein d'une tache isolée d'habitat (Dunning et al. 1999). Ainsi, améliorer la connectivité du paysage, c'est à dire le degré avec lequel le paysage va permettre le mouvement des individus, semble donc être une des voies possibles pour préserver la biodiversité.

La restauration de la connectivité des habitats, la conservation de la biodiversité dans son ensemble (« ordinaire ») et la conciliation entre activités humaines et préservation de la nature semblent être les nouveaux paradigmes (Mougenot 2003) après des décennies de politiques de « sanctuarisation » de la nature qui avaient pour objectif de protéger les espèces rares ou menacées dans des espaces protégés confinés (parcs nationaux, réserves naturelles). Suite au Grenelle de l'environnement (2007), le concept de continuité écologique ("green veining", Grashof-Bokdam et van Langevelde 2005; Pinto et Keitt 2009), qui vise à promouvoir l'établissement et la dispersion des espèces hors des espaces protégés, a été décliné au niveau national par la mise en place de la Trame Verte et Bleue sur le territoire français. La Trame Verte et Bleue est « un réseau formé de continuités écologiques terrestres et aquatiques identifiées par les Schémas Régionaux de Cohérence Ecologique ainsi que par les documents de l'Etat, des collectivités territoriales et de leurs groupements » (Allag-Dhuisme et al. 2010b).

Si le concept de Trame Verte et Bleue paraît simple sur le papier, son effectivité et les modalités de sa mise en place sur le terrain sont beaucoup moins évidentes. Dans quels contextes la connectivité est-elle importante ? Est-ce la solution la plus efficace pour protéger la biodiversité ? Comment se dispersent les animaux et les plantes ? Quels éléments du paysage constituent une barrière, une trame ? Pour quelles espèces ces continuités doivent-elles être conçues ? Comment concilier des espèces aux exigences écologiques antagonistes ?

Pour répondre à ces questions, l'Appel à Projet de Recherche DIVA 3 « Continuités écologiques dans les territoires ruraux et leurs interfaces » a été lancé en 2011 par le Ministère de l'Environnement. Mon projet de thèse concerne la partie acquisition de données du projet Levana.⁷ « Influence de l'organisation des paysages agricoles sur la distribution, la stabilité et la dispersion des papillons », projet retenu dans ce programme DIVA.

Plus précisément, mon travail a pour objet l'étude des patrons de diversité des papillons de jour et des processus qui les façonnent au sein des paysages agricoles français. J'évalue les effets de la connectivité du paysage sur la diversité intra-spécifique (diversité génétique) et inter-spécifique (diversité des communautés) et les processus qui les sous-tendent (dispersion) ; la diversité des écosystèmes n'est pas traitée.

Ce chapitre est structuré de la manière suivante : après un bref rappel des théories d'organisation spatiale de la diversité intra- et inter-spécifique, les effets attendus et observés de la fragmentation des habitats sont rappelés. Je détaille par la suite les méthodes d'estimation de la connectivité des habitats et explique en quoi la génétique du paysage peut être un atout. Enfin, le choix du groupe d'étude, le contexte de la thèse et l'organisation du présent manuscrit sont exposés.

⁷ Ce projet implique Irstea Nogent sur Vernisson (coordination), l'INRA de Bordeaux, l'ENSA de Toulouse, le Muséum national d'histoire naturelle de Paris, le CNRS de Moulis et l'association Noé conservation.

1- Organisation spatiale de la diversité du vivant

Les gènes et les espèces ne se distribuent ni de manière homogène, ni de manière complètement aléatoire dans l'espace et la compréhension des patterns observés a fait l'objet de nombreuses recherches (Levins 1969; Slatkin 1987; Tschardt et al. 2012; Vellend 2010). L'étude de la dynamique des allèles⁸ au sein des populations et de la structuration génétique des populations dans l'espace est l'objet de la génétique des populations et de la génétique du paysage, tandis que l'étude de la dynamique des espèces au sein des communautés et de leur distribution spatiale est traitée par l'écologie des communautés et l'écologie du paysage.

a- Distribution des espèces dans des paysages hétérogènes

La distribution des organismes est intimement liée à la distribution spatiale des ressources qu'ils utilisent pour compléter leur cycle de vie (Boyce et MacDonald 1999). Cette notion de ressources nécessaires renvoie à la notion de niche écologique et à ses différentes acceptations.

Grinnell (1917) définit la niche écologique comme la réponse d'une espèce à un ensemble de conditions environnementales, alors que selon Elton (1927), la niche est l'impact d'une espèce sur son environnement. Ces deux formulations, qui supposent une niche préexistante à l'espèce, sont unifiées et étendues par Hutchinson (1957) qui introduit la notion d'espace multidimensionnel des ressources. Hutchinson distingue la niche fondamentale de la niche réalisée, la première comprenant uniquement les caractéristiques abiotiques de l'environnement, la deuxième intégrant également les interactions biotiques (compétition, prédation, mutualisme, facilitation) et les limites de dispersion. Selon la théorie de la niche, deux espèces qui ont une niche écologique identique ne peuvent cohabiter à terme au sein d'un même habitat. Une des deux espèces va éliminer l'autre selon le principe d'exclusion compétitive (Hardin 1960). Seules des espèces qui se différencient par l'utilisation d'au moins une des ressources peuvent partager de manière durable un même habitat (Gause 1934; Hardin 1960). Dans cette vision déterministe des communautés, le mécanisme principal à l'origine des patrons de diversité spécifique est la compétition inter-spécifique.

Cependant, les assemblages locaux semblent assez souvent se départir du principe d'exclusion compétitive et d'autres modèles théoriques ont été développés pour expliquer la coexistence des espèces au sein des communautés. Ainsi, les perturbations et l'hétérogénéité spatiale et temporelle du milieu (Chesson 2000; Laurance et al. 2007) viennent se surimposer aux caractéristiques biotiques et abiotiques pour déterminer localement les assemblages des communautés. Les variabilités environnementales modulent spatialement et temporellement les capacités compétitives relatives des différentes espèces et aboutissent à créer de la diversité. Une même espèce est rarement la plus compétitive dans différents environnements. De plus, la mobilité des espèces vient complexifier le déterminisme de la niche écologique. Pour échapper à la compétition, une espèce peut se déplacer vers un espace où la pression compétitive est inférieure (Génard et Lescourret 2013).

Le modèle déterministe de la niche écologique est par ailleurs remis en cause par la théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie (Hubbell 2001) selon laquelle tous les individus ont des caractéristiques démographiques équivalentes, et seuls la stochasticité de l'environnement et les processus aléatoires génèrent les assemblages des communautés.

⁸ Allèle : variante d'un gène résultant d'une mutation de ce gène chez un organisme ancestral.

Parmi les modèles théoriques qui intègrent la dimension spatiale de l'environnement et le rôle de la dispersion dans la distribution des espèces, tous ont été influencés par la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson 1967) qui prédit que la richesse spécifique (*i.e.* le nombre d'espèces) est un équilibre entre la taille des îles et leur distance au continent (Figure 1). Plus une île est grande et/ou proche du continent, plus elle aura une richesse spécifique élevée.

Cette théorie a été adaptée aux milieux continentaux grâce à l'analogie entre île-océan et taches d'habitat favorable dans une matrice⁹ paysagère homogène et hostile (Whitcomb et al. 1977). Par la suite, la théorie des métapopulations (Levins 1969) s'affranchit de la vision île-continent et considère que la dispersion est possible entre toutes les taches d'habitat et que l'ensemble des taches est soumis à une dynamique d'extinction-colonisation (Figure 1). Ce modèle s'est avéré pertinent pour expliquer la dynamique spatio-temporelle d'extinction-colonisation d'habitats favorables par certaines espèces de papillons (Hanski 1998). Le modèle sources-puits de Pulliam (1988) est à mi-chemin entre théorie de la biogéographie insulaire et théorie des métapopulations : certaines taches ayant des populations à croissance positive (sources) maintiennent par immigration les populations de taches au solde négatif (puits, Figure 1).

Avec le développement de l'écologie du paysage (Forman et Godron 1986; Turner 1989), le rôle de la matrice, l'effet de la composition, de la configuration et de l'hétérogénéité du paysage sur la distribution des espèces et les processus biologiques et écologiques, ont progressivement été pris en compte (Figure 1).

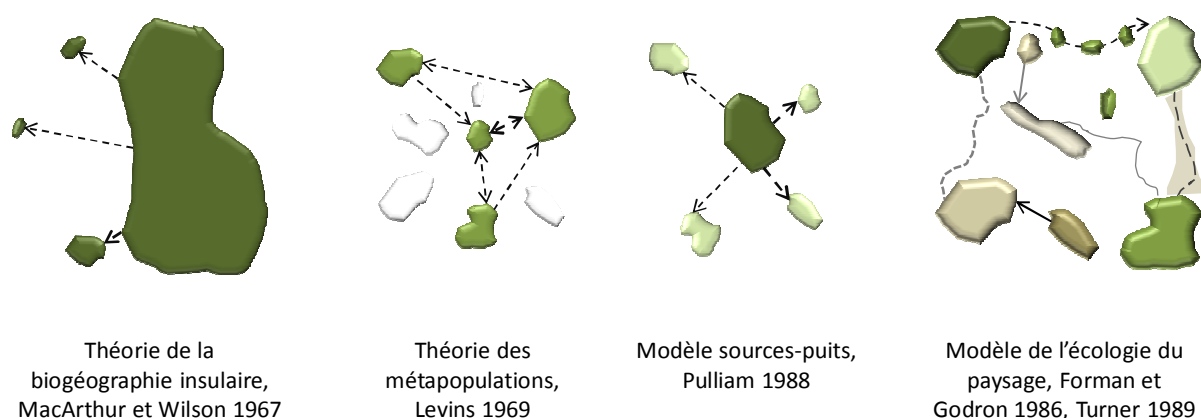


Figure 1 : Evolution historique de la prise en compte de la dimension spatiale du paysage dans la distribution des espèces.

L'écologie, l'écologie du paysage et la biogéographie¹⁰, sont trois champs disciplinaires qui ont pour objets la compréhension de l'organisation du vivant et les processus sous-jacents à la distribution des espèces dans leur environnement. Ces disciplines ont dégagé des facteurs distincts pour expliquer la distribution observée des espèces (caractéristiques biotiques et abiotiques, compétition inter-spécifique, limites à la dispersion, limites climatiques...). Associer ces approches permet d'expliquer la composition en espèces des communautés locales, car selon les échelles spatiales (de quelques mètres, à l'échelle intercontinentale), les forces qui s'exercent ne sont pas les mêmes. Le modèle en « filtres emboîtés » de Lortie et al. (2004) unifie ces approches complémentaires dans un modèle général de structuration des communautés (Figure 2). Le pool

⁹ Matrice paysagère : élément dominant d'un paysage caractérisé par une certaine uniformité d'occupation du sol, que l'on oppose aux taches d'habitat.

¹⁰ Biogéographie : étude de la distribution géographique des espèces et de leurs aires de répartition.

d'espèce global subit d'abord un filtre biogéographique lié aux limites de dispersion des espèces et aux barrières naturelles majeures (chaînes de montagnes, océans, limites bioclimatiques). Les espèces sont ensuite sélectionnées par les caractéristiques abiotiques qui éliminent celles qui ne peuvent survivre dans un milieu donné. Enfin, les interactions biotiques impriment un dernier filtre sur les espèces potentiellement adaptées au milieu et modèlent ainsi la communauté observée localement.

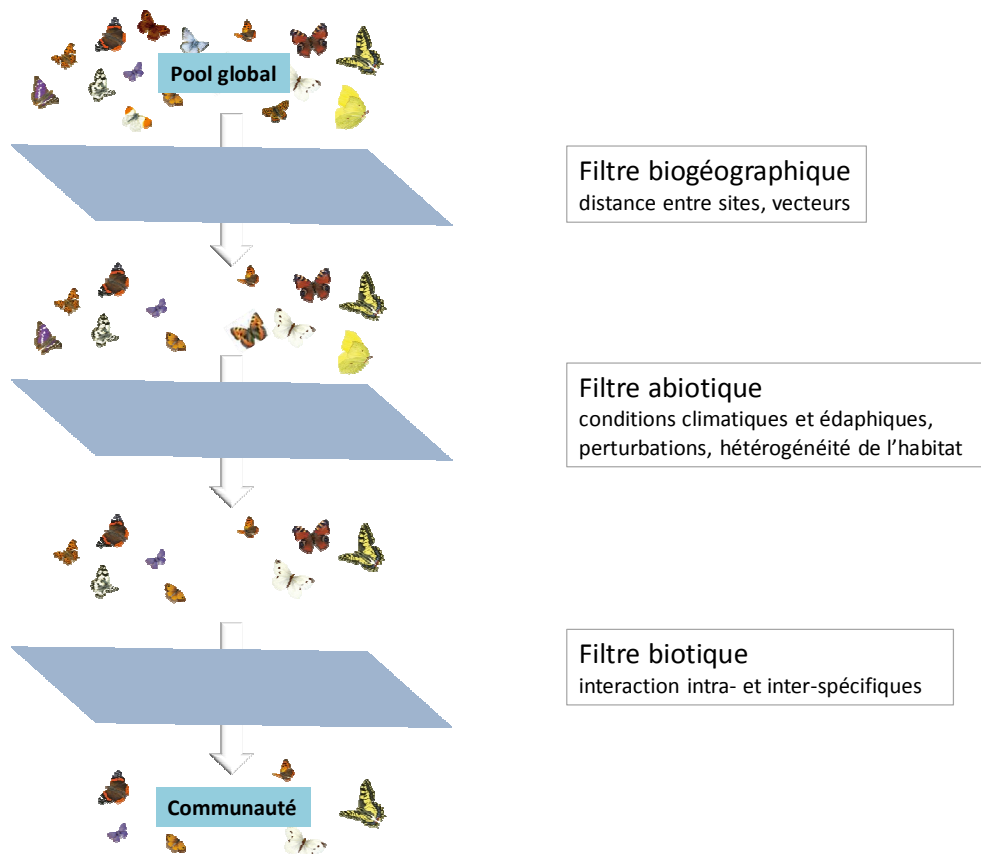


Figure 2 : Les différents filtres qui sélectionnent les espèces et régissent les assemblages de communautés observées au niveau local. Le pool d'espèce global est filtré par le contexte biogéographique, par la tolérance des espèces aux conditions abiotiques et enfin par les interactions intra- et inter-spécifiques. Figure inspirée de Lortie et al. (2004).

b- Structuration génétique des populations

Au sein d'une population, l'immigration et la mutation¹¹ sont les mécanismes qui apportent de nouveaux allèles dans le pool génétique, alors que la dérive génétique¹² et la sélection tendent au contraire à diminuer la diversité génétique.

Des modèles théoriques ont été développés pour expliquer la diversité génétique observée dans les populations naturelles. Ainsi, le modèle d'isolement par la distance, ou modèle en île de Wright (1931), prédit que la distance génétique (ou dissimilarité génétique) entre deux populations dépend de la distance géographique qui les séparent, à cause des contraintes spatiales qui s'exercent sur la dispersion. En 1953, Kimura affine ce modèle en limitant la dispersion aux populations proches

¹¹ Mutation : modification de l'information génétique dans le génome d'une cellule. Force évolutive majeure.

¹² Dérive génétique: dynamique des fréquences alléliques au sein d'une population causée par des phénomènes aléatoires.

dans un modèle « en pas japonais » ("stepping stone model", Kimura 1953). La théorie des métapopulations (Levins 1969) et le modèle sources-puits (Pulliam 1988), modèles théoriques de structuration démographique qui éclairent la distribution spatiale des espèces, permettent également d'expliquer la distribution spatiale de la diversité génétique (Arnaud 2003; Gaggiotti 1996; Hanski 1998; Levins 1969).

Ces modèles considèrent généralement la matrice paysagère comme un ensemble uniforme dans lequel les individus dispersent de manière homogène. Le rôle de la structure du paysage dans la modulation des flux de gènes n'a été intégré que récemment, par l'avènement de la génétique du paysage (cf. L'apport de la génétique du paysage dans l'étude de la connectivité p. 17).

De par son hétérogénéité, le paysage va influencer la distribution spatiale d'une espèce (Figure 3). La capacité d'accueil des taches, fonction de leur taille et de leur qualité, influe sur la taille des populations et de ce fait, sur leur diversité génétique (Frankham 1996). La composition et la configuration du paysage modulent la dispersion inter-taches et par conséquent, les flux de gènes (Figure 3).

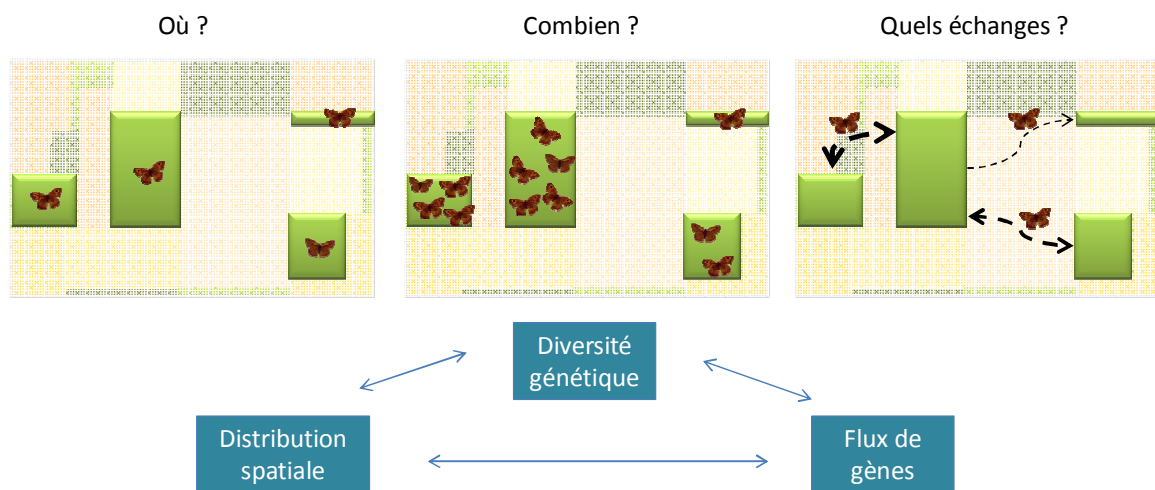


Figure 3 : Effets du paysage sur la structuration génétique des populations. Le paysage intervient dans la localisation des individus, la taille des populations et les échanges entre populations. Il influe donc sur la distribution spatiale de la diversité génétique et les flux de gènes.

c- Vers une unification des théories de distribution des gènes et des espèces

L'étude de la distribution des allèles au sein des populations et l'étude des assemblages d'espèces au sein des communautés ont longtemps fait l'objet de deux disciplines séparées : la génétique des populations d'une part et l'écologie des communautés d'autre part. Si ces deux disciplines ont historiquement évolué de manière indépendante, il existe de nombreux parallèles entre les théories de distribution des allèles et des espèces (Chave 2004). Le modèle en île de Wright (1931) ressemble étonnamment à celui développé dans la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson 1967). La théorie des métapopulations (Levins 1969) s'adapte aussi bien à l'étude de la distribution des espèces qu'à celle des gènes.

Ainsi Vellend (2010) propose qu'à l'instar de la génétique des populations, quatre processus fondamentaux façonnent la diversité des communautés : la dérive, la dispersion, la sélection et la spéciation (Tableau 1). Tout comme la mutation provoque l'apparition de nouveaux allèles, la spéciation est responsable de l'apparition de nouvelles espèces. La stochasticité qui entraîne la

dérive génétique des populations induit de façon similaire une dérive démographique qui modifie la composition des communautés. La dispersion sous-tend le mouvement des allèles et celui des espèces dans l'espace. Enfin, la sélection favorise certaines espèces par rapport à d'autres, mais aussi certains génotypes par rapport à d'autres (Vellend 2010; Vellend et Geber 2005).

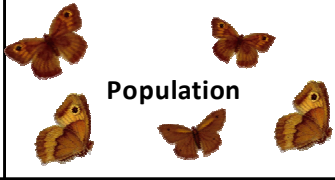

	 Population	 Communauté
Mutation Spéciation	Apparition de nouveaux allèles par mutation	Apparition de nouvelles espèces par spéciation
Dispersion	Mouvement d'allèles entre populations	Mouvement d'espèces entre communautés
Dérive	Fluctuations aléatoires de la fréquence des allèles dans les populations	Fluctuations aléatoires des espèces selon la taille des communautés
Sélection	Favorisation de certains allèles par rapport à d'autres	Favorisation de certaines espèces par rapport à d'autres

Tableau 1 : Les quatre processus fondamentaux qui régissent la diversité des allèles au sein des populations et la diversité des espèces au sein des communautés. Adapté de Vellend (2010).

d- La dispersion : un processus clé dans le fonctionnement des populations et des communautés

Les mouvements jouent un rôle majeur à diverses échelles temporelles et spatiales sur le devenir des individus, la structure et la dynamique des populations, des communautés, des écosystèmes et l'évolution du vivant. Ils font l'objet d'une discipline à part entière : l'écologie du mouvement (Nathan et al. 2008).

Trois types de déplacements induisent des mouvements de gènes, d'individus, de ressources (proies, nutriments...) et de processus (herbivorie, prédation...) à travers le paysage (Jeltsch et al. 2013) : le mouvement pour l'acquisition de ressources, la dispersion¹³ et la migration (Nathan et al. 2008). Parmi ceux-là, la dispersion est un processus clé qui structure spatialement la biodiversité (Tableau 1) car c'est le mouvement qui supporte les flux de gènes (« the movements of individuals or propagules that can sustain gene flow », Ronce 2007). Elle permet un brassage génétique et un flux démographique entre populations à travers le paysage. Le processus de dispersion est également à la base de l'exploration et de la (re-)colonisation de sites favorables (Fordham et al. 2014). A plus long terme, la dispersion intervient dans l'adaptation de l'aire de distribution des espèces aux changements environnementaux (Kubisch et al. 2014; Urban et al. 2013).

Un événement de dispersion peut se décomposer en trois phases : émigration, transfert et installation, chacune étant conditionnée par le paysage (Baguette et van Dyck 2007, Figure 4). La

¹³ Dispersion : déplacement d'un individu de son lieu de naissance à son lieu de rencontre de partenaire, de reproduction, et d'élevage des jeunes, ou d'un lieu de reproduction à un autre.

phase d'émigration résulte de la fréquence de rencontre de l'individu avec les bords de la tache (liée à la taille et la forme de la tache et de la propension de l'espèce à se déplacer), ainsi que du contraste de lisière entre l'habitat et la matrice (dépendant des caractéristiques de la matrice et de la perception de l'espèce, Merckx et al. 2003; Schtickzelle et Baguette 2003). La phase de transfert est influencée par la composition et la configuration de la matrice au travers des coûts et des risques engendrés par le déplacement (Bonte et al. 2012), des capacités locomotrices dans les différents milieux traversés ainsi que de la capacité des organismes à s'orienter et à choisir leurs itinéraires (Figure 4). Enfin, la phase d'installation dépend de l'attractivité des taches (taille, forme et qualité des taches, Ross et al. 2005) et de la probabilité de rencontre des taches (interaction entre structure du paysage et perception de l'individu, Öckinger et van Dyck 2012).

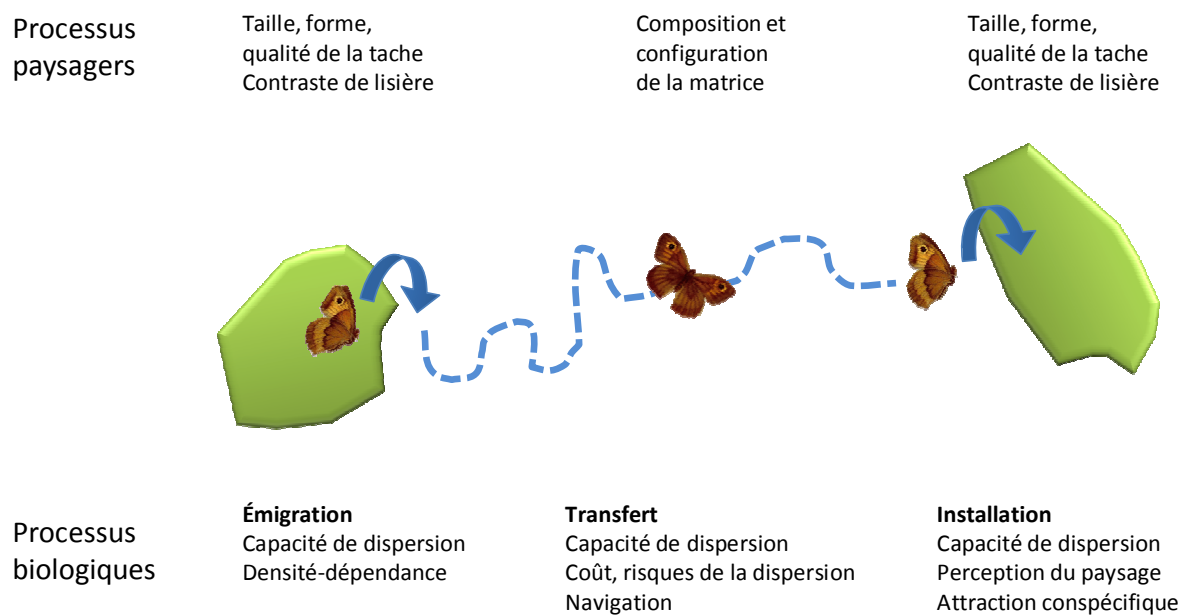


Figure 4 : Influence du paysage sur les différentes phases de la dispersion. L'émigration de la tache, le transfert dans la matrice et l'installation dans une nouvelle tache dépendent de l'interaction entre la structure du paysage et les traits des individus. D'après Baguette et van Dyck (2007).

L'influence de la dispersion sur la structuration de la biodiversité ne se résume pas à la somme des réponses individuelles, populationnelles et spécifiques au paysage. En effet, ces processus vont aussi impacter les interactions intra- et inter-spécifiques qui régissent la coexistence des espèces en chaque point de l'espace (Chesson 2000; Jeltsch et al. 2013).

Du gène jusqu'à la communauté, le mouvement joue donc un rôle dans la structuration spatiale de la biodiversité (Figure 5) et dans la réponse des organismes aux modifications de leur environnement, notamment à la fragmentation des habitats.

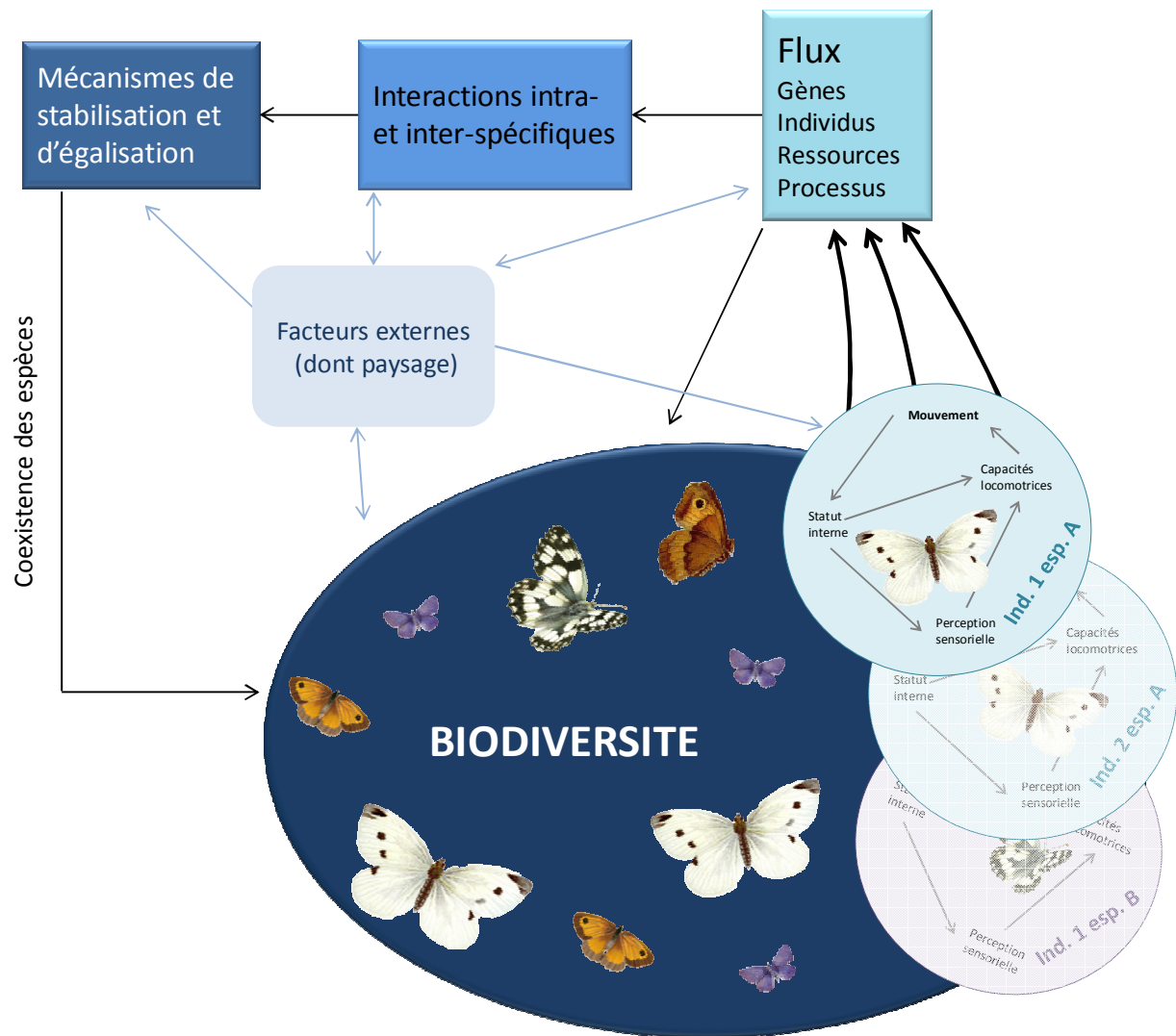


Figure 5 : Rôle du mouvement des individus sur la structuration spatiale de la biodiversité. Le déplacement d'un individu dépend de son statut interne (raisons de se déplacer : exploration, recherche d'énergie, de sécurité, de partenaires), de ses capacités locomotrices et de sa perception de l'environnement, eux-mêmes influencés par des facteurs externes (caractéristiques biotiques et abiotiques de l'environnement, Nathan et al. 2008). En retour, le mouvement de l'individu modifiera son statut interne. Par leurs mouvements, les individus relient des communautés et des écosystèmes autrement séparés. En plus des individus en eux-mêmes, ces mouvements peuvent également supporter des flux de gènes, de ressources et de processus entre habitats. Les interactions intra- et inter- spécifiques résultant de ces flux vont impacter la coexistence des espèces et la biodiversité via des mécanismes de stabilisation et d'égalisation (Chesson 2000). D'après Jeltsch et al. (2013).

2- Les effets de la fragmentation des habitats sur la biodiversité

a- Déclin de la diversité spécifique

Les théories de distribution des espèces prédisent un taux d'extinction plus fort, des populations de taille réduite et une diversité spécifique plus faible dans les taches d'habitat de petite taille, de faible qualité, et isolées des autres sources de populations (Figure 6).

Ces prédictions ont été vérifiées sur de nombreux taxons : la perte d'habitat au niveau du paysage et au niveau de la tache (diminution de taille) impacte négativement la diversité spécifique des plantes (Cousins et al. 2007; Krauss et al. 2010), des papillons (Krauss et al. 2003; Summerville et Crist 2001), des coléoptères (Nichols et al. 2007), des oiseaux (Askins et al. 1987; Lynch et Whigham 1984) et des amphibiens (Vallan 2000). Cet effet peut être décalé dans le temps et la différence entre le niveau de population actuel et celui qui tendrait asymptotiquement vers zéro dans un paysage invariant est appelée « dette d'extinction » (Bommarco et al. 2014; Kuussaari et al. 2009; Tilman et al. 1994).

La réponse de la richesse spécifique à la fragmentation du paysage et à l'isolement des taches est moins consensuelle et en général de moindre amplitude que celui de la perte d'habitat (Fahrig 2003). En effet, selon les études, la fragmentation *per se* peut avoir un effet positif (Gavish et al. 2012; Tscharrntke et al. 2002), neutre (Horváth et al. 2009; Krauss et al. 2003) ou négatif (Bailey et al. 2010; Olff et Ritchie 2002) sur la diversité spécifique ; l'effet négatif n'étant parfois détecté qu'en-dessous d'un certain seuil (Fahrig 1997) ou à des valeurs intermédiaires de quantité d'habitat (Villard et Metzger 2014; With et Pavuk 2011).

Si les résultats théoriques et empiriques soulignent des effets généralement négatifs de la perte et la fragmentation des habitats sur la biodiversité au niveau des communautés, la fragmentation peut également ralentir la propagation d'espèces invasives, d'agents pathogènes, de parasites et de maladies, potentiellement délétères pour la diversité des communautés (Alofs et Fowler 2010; Rudnick et al. 2012; Simon et al. 2014). Des habitats isolés peuvent aussi permettre à des espèces faiblement compétitrices de se maintenir en l'absence d'espèces plus compétitrices.

b- Diminution de la diversité génétique et réduction des flux de gènes

Des taches plus petites ont une capacité d'accueil réduite et supportent par conséquent des populations de plus petites tailles (Templeton et al. 1990; Waits et Epps 2015). Cette réduction de la taille des populations s'accompagne d'une moins grande diversité génétique par la perte d'allèles rares (Frankham 1996; Ortego et al. 2008), accentuée par les effets de la dérive génétique, de la consanguinité¹⁴ et de l'accumulation d'allèles délétères.

Parallèlement, l'isolement des taches d'habitat entraîne des échanges de migrants moins importants entre taches et donc des flux de gènes plus faibles (Keyghobadi 2007; Rico et al. 2014; Templeton et al. 1990; Waits et Epps 2015) : les populations tendent à se différencier génétiquement (Keyghobadi 2007; Templeton et al. 1990). L'isolement des populations de leurs voisines limite le phénomène de sauvetage génétique (« genetic rescue ») : l'arrivée de nouveaux migrants au bagage génétique différent qui augmente la croissance et la probabilité de survie de la population.

¹⁴ La consanguinité résulte de la reproduction entre individus apparentés et se traduit par l'expression de mutations défavorables qui affectent la survie ou la fécondité des individus.

Une population qui a une faible diversité génétique est théoriquement composée d'individus de une valeur sélective¹⁵ réduite (Hughes et Stachowicz 2004; Reed et Frankham 2003) ; cela a été démontré chez les papillons (Vandewoestijne et al. 2008). Dans les cas extrêmes, les effets négatifs de la perte et la fragmentation des habitats sur la génétique des populations peuvent se traduire par un « vortex d'extinction¹⁶ » (Gilpin et Soulé 1986) et une altération des potentialités évolutives.

En diminuant les flux de gènes et en augmentant la dérive génétique, la fragmentation des habitats impacte négativement sur la diversité génétique des populations (Figure 6) (Keyghobadi 2007; Rudnick et al. 2012; Young et al. 1996).

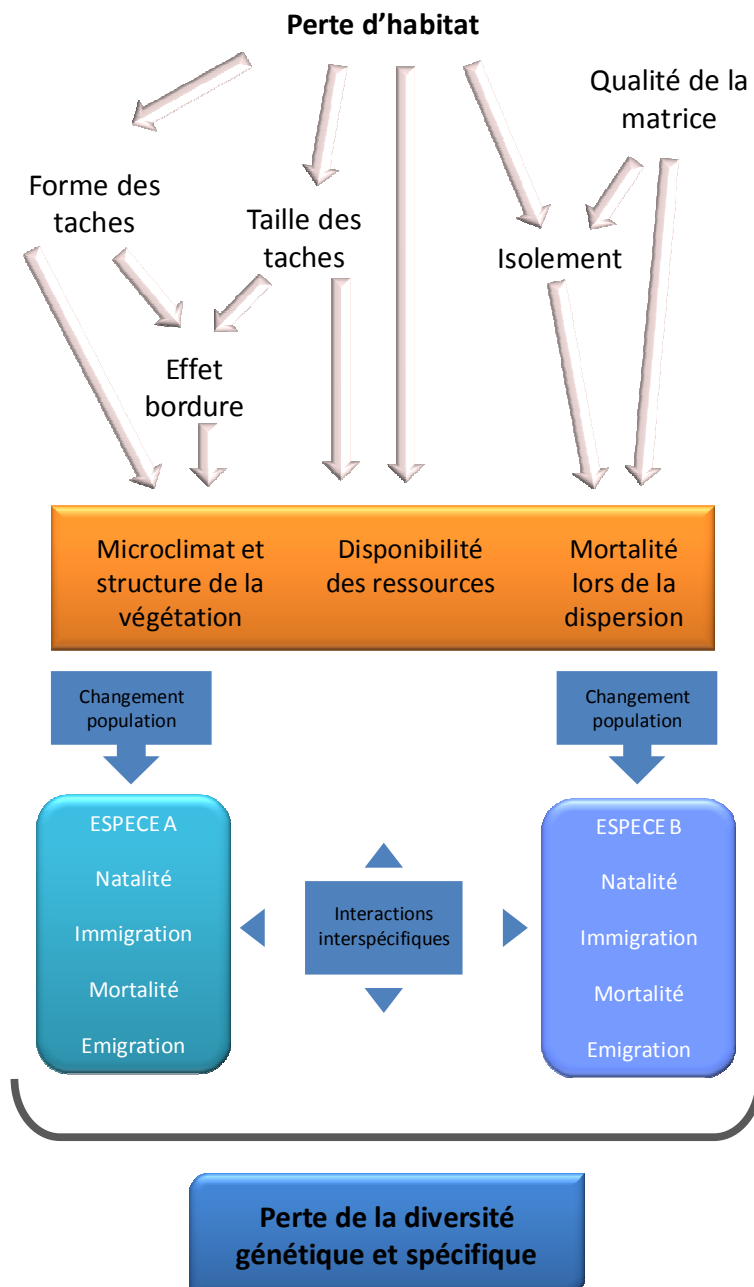


Figure 6 : Effets de la destruction des habitats sur la diversité spécifique et génétique. Figure inspirée de Didham et al. (2012) et Kupfer et al. (2006).

¹⁵ Valeur sélective ou fitness : capacité d'un individu d'un certain génotype à se reproduire relativement à ses congénères de génotypes différents.

¹⁶ Vortex d'extinction : rétroactions positives (renforcement mutuel entre différents processus) entre effets génétiques et démographiques qui interviennent dans les populations de petites tailles et qui les conduisent à l'extinction.

c- Variabilité des réponses individuelles et spécifiques

Entre organismes d'une même espèce, la variabilité des traits¹⁷ individuels se traduit par des réponses comportementales et adaptatives variées. La sélection de l'habitat par un individu est influencée par sa tolérance physiologique aux conditions abiotiques, ses performances compétitives et ses expériences passées (Davis et Stamps 2004). Le sexe des individus peut aussi influencer la sélection de l'habitat et la dispersion (Petit et al. 2001). Chez les papillons par exemple, les mâles recherchent activement les femelles pour se reproduire alors que la dispersion des femelles est dirigée par l'évitement du harcèlement des mâles et la recherche de sites de ponte adéquats (Hovestadt et Nieminen 2012). La flexibilité comportementale peut également induire une dispersion contexte-dépendante, mise en évidence pour certains papillons (Delattre et al. 2013a; Mennechez et al. 2004; Öckinger et van Dyck 2012; Turlure et al. 2011). Dans les paysages fragmentés, où les ressources sont séparées dans l'espace, la mobilité peut être accrue ou au contraire limitée selon une balance coûts-bénéfices qui varie en fonction de l'échelle spatiale à laquelle la fragmentation intervient (Baguette et van Dyck 2007), de la distribution des ressources, et du taux de dispersion des espèces considérées (Bonte et al. 2012; Merckx et van Dyck 2006; Merckx et al. 2003). La sélection génétique qui s'exerce sur la dispersion peut faire évoluer rapidement les mouvements en réponse aux modifications du paysage, et aussi bien réduire comme exacerber les effets de la fragmentation sur les populations (Schtickzelle et al. 2006).

Des études ont montré que les espèces ne réagissent pas de la même façon aux facteurs paysagers et que des réponses contradictoires peuvent aussi être observées pour des espèces inféodées à un même habitat (Haila 2002). En effet, l'impact de la fragmentation sur les espèces varie selon leurs traits biologiques (Ewers et Didham 2006) et leurs capacités sensorielles. Les principaux traits impliqués dans la sensibilité à la fragmentation sont : la taille corporelle, la mobilité, le degré de spécialisation et le niveau trophique (Barbaro et van Halder 2009; Hambäck et al. 2007; Tischendorf et al. 2003) ; avec une vulnérabilité accrue pour les organismes de grande taille, spécialistes, de niveau trophique élevé ou possédant des capacités intermédiaires de mouvement au regard de la distribution spatiale de leur ressources (Ewers et Didham 2006; Tschardt et al. 2012).

Pour étudier l'impact du paysage sur la diversité des communautés, il peut donc être pertinent de partitionner les communautés en fonction des traits des espèces. C'est la stratégie que j'adopte en séparant les espèces selon leur capacité de dispersion et leur degré de spécialisation à l'habitat. La variabilité des traits individuels impliqués dans la propension à disperser n'est pas abordée.

d- Des effets qui dépendent de l'échelle spatiale et temporelle

Si à court terme, la perte et la fragmentation des habitats provoquent généralement une diminution de la diversité intra-spécifique et peuvent menacer la viabilité des populations; sur le long terme, l'isolement de populations viables favorise leur adaptation à des conditions écologiques locales et peut aboutir à l'émergence de nouvelles espèces (Bush 1975). Selon l'échelle de temps considérée, la fragmentation du paysage peut donc avoir un effet positif sur la diversité génétique globale (Tschardt et al. 2012).

De même, selon l'échelle spatiale étudiée, l'effet de la fragmentation des habitats sur la diversité inter-spécifique varie. Lorsqu'un habitat continu est divisé en plusieurs taches distinctes, les conditions environnementales des taches ont tendance à évoluer différemment de par

¹⁷ Traits : descripteurs biologiques, comportementaux ou écologiques.

l'hétérogénéité de la matrice et la stochasticité de l'environnement ; la composition des communautés supportées par ces taches va donc diverger (Tscharntke et al. 2012). Si la diversité alpha¹⁸ décroît généralement dans les taches créées, la diversité bêta¹⁹ tend à augmenter (Tscharntke et al. 2012). Ces considérations ont alimenté dans les années 80 le débat « SLOSS » (« single large or several small ») en biologie de la conservation : est-il plus efficace de conserver une seule large tache ou plusieurs petites (Diamond 1975) ? Au niveau global, certaines études ont montré que la fragmentation pouvait augmenter la diversité gamma²⁰ (Tscharntke et al. 2002).

Il est donc nécessaire de bien définir les échelles spatiales et temporelles considérées pour étudier l'influence du paysage sur la biodiversité. Dans cette thèse, je cherche à comprendre comment la connectivité du paysage module la distribution spatiale de la diversité génétique et de la diversité spécifique locale (diversité alpha), le pas de temps observé correspond aux évènements contemporains.

3- La connectivité : trait d'union entre paysage et biodiversité

La connectivité du paysage est définie comme « le degré avec lequel le paysage facilite ou limite les mouvements entre les taches de ressources » (Taylor et al. 1993). C'est « l'interaction entre le comportement de dispersion des organismes et la structure du paysage » (Goodwin 2003). La connectivité du paysage est fondamentale pour le maintien des populations et des espèces, elle permet aux organismes de se déplacer dans leur environnement pour satisfaire leurs besoins actuels mais aussi futurs car c'est l'assurance de pouvoir accéder à de nouveaux habitats favorables en cas de perturbations des habitats occupés actuellement (Kubisch et al. 2014). De nombreuses recherches ont donc été, et sont toujours, dévolues à l'estimation de la connectivité du paysage. La connectivité n'est pas une propriété intrinsèque du paysage, elle dépend de l'organisme considéré. En effet, un même paysage peut, par exemple, être connecté pour une espèce aquatique et déconnecté pour une espèce terrestre incapable de traverser des surfaces en eau.

a- Connectivité réelle : souvent inconnue

Estimer la connectivité réelle du paysage pour une espèce revient donc, en théorie, à quantifier les évènements de dispersion effective des individus de cette espèce à travers le paysage. La dispersion effective correspond aux évènements de dispersion qui ont un impact sur la dynamique des populations, c'est-à-dire qui intègrent le succès reproducteur après dispersion.

L'influence du paysage sur la dispersion peut être évaluée grâce à des méthodes directes comme l'observation individuelle (Delattre et al. 2013b), le suivi des animaux par télémétrie, radiopistage, capture-marquage-recapture (Cushman et al. 2013a), ou encore l'expérimentation (Stevens et al. 2006). Cependant, ces méthodes sont coûteuses en temps et en argent, et parfois technologiquement inadaptées (poids des émetteurs de géo-localisation trop important pour la majorité des invertébrés). De plus, les méthodes directes sous-estiment généralement les évènements rares de dispersion à longue distance (Schneider 2003) et ne renseignent généralement pas sur l'effectivité de la dispersion, c'est-à-dire le succès de la reproduction (Zeller et al. 2012).

¹⁸ Diversité alpha : nombre d'espèces dans un habitat local donné.

¹⁹ Diversité bêta : variation de composition en espèces entre sites dans une région donnée.

²⁰ Diversité gamma : richesse en espèces au niveau régional ou au niveau d'un paysage.

Pour évaluer l'influence du paysage sur la dynamique et le fonctionnement des populations et des communautés, il est donc nécessaire de quantifier et d'intégrer d'autres paramètres, tels que la survie et la reproduction, dans des modèles de populations spatialement explicites. Or ces modèles complexes sont rarement accessibles en biologie de la conservation, c'est pourquoi il est nécessaire de développer des méthodes alternatives pour estimer la connectivité du paysage.

b- Connectivités structurelle et fonctionnelle : des alternatives pertinentes

Les études sur la connectivité du paysage ont largement bénéficié du développement des Systèmes d'Information Géographique (SIG). Ces outils, qui servent à gérer l'information spatiale, peuvent être utilisés pour modéliser les relations espèce-habitat à différentes échelles spatiales (de la tache au paysage). Ils ont été mis à profit en écologie du paysage, notamment pour quantifier la connectivité des habitats grâce à de nombreuses métriques du paysage (Bender et al. 2003; Calabrese et Fagan 2004; Kindlmann et Burel 2008; MacGarigal et Cushman 2002; Tischendorf et Fahrig 2000).

Parmi ces métriques, les indices structurels les plus simples correspondent à la distance moyenne entre taches d'habitat ou à la proportion d'habitat dans un rayon donné (Winfree et al. 2005). Le premier raffinement des indices de connectivité structurelle consiste en l'intégration des capacités de dispersion des espèces à travers un « noyau de dispersion » (« dispersal kernel ») qui modélise la probabilité de dispersion des individus en fonction de la distance géographique. Ce noyau de dispersion apparaît dans les indices de type « Hanski » grâce à une fonction exponentielle inverse qui pondère la surface des taches en fonction de leur distance (Hanski 1994). La plupart de ces mesures (Kindlmann et Burel 2008; Moilanen et Nieminen 2002; Winfree et al. 2005) sont basées sur la formule suivante :

$$S_i = \sum_{j \neq i} e^{-\alpha d_{ij}} A_j^\beta$$

Avec A_j : la surface de la tache j ; β : un paramètre d'échelle spatiale ; d_{ij} : la distance entre les taches i et j ; α : l'effet de la distance sur le taux migration. Quand α tend vers 0, la distance entre taches n'a pas d'effet et la mesure se rapproche du pourcentage d'habitat dans un rayon donné (ici de taille infinie). Quand β tend vers 0, la surface des taches n'a pas d'effet, l'indice se rapproche de la distance moyenne entre taches.

Plus récemment, l'utilisation de la théorie des graphes en écologie du paysage (Urban et Keitt 2001) a connu un large essor. Elle permet d'estimer la connectivité fonctionnelle du paysage ainsi que l'importance relative des taches dans la connectivité du « réseau d'habitat », information très utile pour définir des priorités d'aménagement et de conservation (Saura et Rubio 2010). Dans un graphe paysager, le paysage est représenté sous forme d'un réseau dont les taches d'habitat forment les nœuds qui sont connectés entre eux par des liens (Galpern et al. 2011). La construction d'un graphe est souple. Le graphe peut être très basique : des taches d'habitat connectées en dessous d'une valeur seuil de distance. Il peut intégrer un noyau de dispersion : la probabilité de dispersion diminue en fonction de la distance. La modélisation des liens peut également prendre en compte l'hétérogénéité de la matrice, voire le comportement des individus (Galpern et al. 2011).

Parmi les quelques études qui comparent la performance de différents indices de connectivité pour expliquer la diversité génétique, l'abondance d'une espèce, ou la richesse spécifique des communautés, les résultats diffèrent. Ce manque de consensus est certainement lié à des disparités dans le fonctionnement des populations/communautés, elles-mêmes dépendantes du contexte paysager (Figure 7). Ainsi, dans les paysages peu fragmentés où la quantité d'habitat est

importante, la proportion d'habitat dans un rayon donné peut être adaptée (Cozzi et al. 2008; Winfree et al. 2005). Dans les situations de type sources-puits ou île-continent, la distance à la plus proche tache de grande taille ou à la plus proche tache occupée par une population stable peut s'avérer pertinente (Ekroos et al. 2013; Soga et Koike 2013). Enfin, dans les situations de type métapopulations ou populations en mosaïque avec de nombreuses taches d'habitat réparties dans l'espace, les indices qui combinent taille des taches et distance entre taches, tel l'indice d'Hanski ou ceux issus de la théorie des graphes, peuvent avoir un meilleur pouvoir explicatif (Brückmann et al. 2010; Gil-Tena et al. 2013; Martín-Queller et Saura 2013).

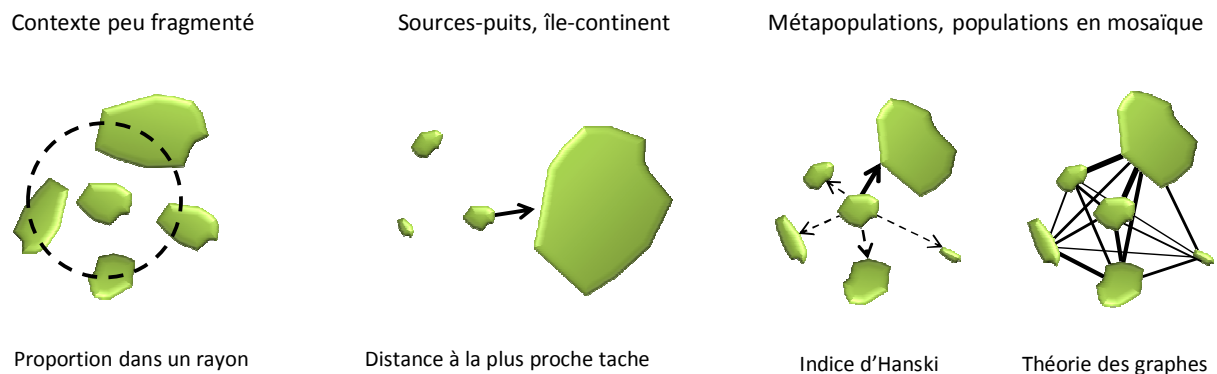


Figure 7 : Lien entre contexte paysager, fonctionnement des populations et indice(s) de connectivité adapté(s).

Tous ces indices assimilent le paysage à un ensemble de taches favorables insérées dans une matrice homogène défavorable. Or il a été montré qu'en réalité l'hétérogénéité de la matrice joue un rôle dans la diversité des communautés (Öckinger et al. 2012b; Sweaney et al. 2014) et sur les capacités de dispersion des individus entre populations (Eycott et al. 2012; Kuefler et al. 2010; Kupfer et al. 2006; Taylor et al. 1993). C'est pourquoi, des modélisations spatiales qui intègrent la résistance des éléments constitutifs de la matrice au cours de la phase de transfert de la dispersion (Figure 4) ont été développées par la suite pour améliorer l'estimation de la connectivité fonctionnelle (Kupfer 2012).

Ces modélisations sont basées sur des « cartes de friction » ou « surfaces de résistance » qui traduisent la résistance (et donc inversement, la perméabilité) des éléments aux déplacements de l'espèce d'intérêt. Une surface de résistance est continue dans l'espace, en chaque point est associée une valeur de coût qui peut traduire 1) le coût physiologique, 2) la propension des individus à traverser le milieu, ou 3) la probabilité de mortalité au cours du déplacement (Adriaensen et al. 2003). Une fois paramétrée, cette surface de résistance est utilisée pour évaluer les « distances effectives » entre taches en calculant le chemin de moindre coût (*i.e.* itinéraire le moins coûteux, Adriaensen et al. 2003), le « courant électrique » (analogie entre dispersion et courant électrique développée dans la théorie des circuits, MacRae et Beier 2007; MacRae et al. 2008), en appliquant un modèle de simulation individu-centré qui intègre des caractéristiques comportementales de l'espèce (Palmer et al. 2014), ou un modèle de population spatialement explicite (Duning Jr 1995). Ces distances effectives peuvent aussi être utilisées pour caractériser les liens d'un graphe paysager.

D'un point de vue biologique, les modèles qui utilisent la distance euclidienne entre taches font l'hypothèse d'un déplacement rectiligne ; le chemin de moindre coût suppose un déplacement

unique et optimal d'organismes omniscients²¹, alors que l'analogie électrique assimile le mouvement à un processus aléatoire (« random walk », tous les chemins possibles sont intégrés aux calculs). Les modèles individu-centrés permettent de considérer la variabilité individuelle et des caractéristiques comportementales plus proches de la réalité comme par exemple la distance de perception des organismes (Coulon et al. 2015).

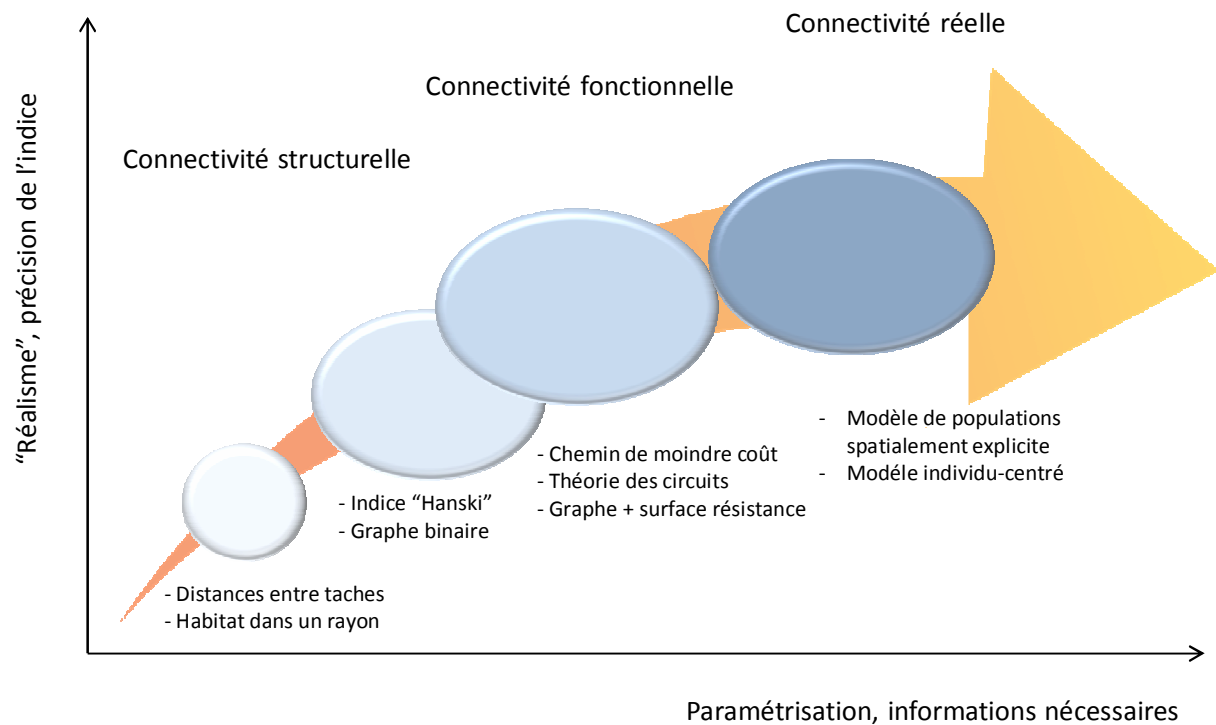


Figure 8 : Continuum entre connectivité structurale, fonctionnelle et réelle selon les informations nécessaires à la modélisation spatiale et la précision, le réalisme des informations obtenues. Figure inspirée de Saura (2009).

Les nuances entre connectivité structurale, fonctionnelle et réelle ne sont pas toujours évidentes, il s'agit plutôt d'un continuum qui s'établit selon deux axes : la précision des données biologiques et spatiales nécessaires au modèle d'une part, et le niveau de détail et le « réalisme » de la modélisation obtenue d'autre part (Figure 8). Entre connectivité structurale, facilement à calculer mais peu réaliste, et connectivité réelle, très informative mais difficile à obtenir, un bon compromis réside dans la modélisation spatiale de la connectivité fonctionnelle. Cependant, une validation *a posteriori*, par des données empiriques, est essentielle (Spear et al. 2010; Zeller et al. 2012), notamment si ces modèles intègrent des valeurs de coût de résistance à la dispersion (Koen et al. 2012; Rayfield et al. 2010). Les données empiriques pour valider ces modèles peuvent être de différentes natures : données d'occurrence ou d'abondance, données issues d'expérimentations, données de suivi direct de déplacements. Depuis quelques années, l'estimation des flux de gènes offre une alternative séduisante (cf. paragraphe suivant) (Baguette et al. 2013; Zeller et al. 2012).

Dans cette thèse, deux approches sont employées pour valider la performance et la pertinence d'indices de connectivité des habitats et de modélisations du paysage. J'analyse des données de présence et d'abondance des espèces pour valider *a posteriori* des modèles de connectivité des

²¹ Il faut que les individus « connaissent » parfaitement leur environnement et qu'ils aient une perception très large du paysage pour « choisir » le chemin le moins coûteux.

habitats; et j'ai recours à la génétique du paysage pour évaluer les flux de gènes d'une espèce et modéliser le lien entre structure du paysage et dispersion des individus.

c- L'apport de la génétique du paysage dans l'étude de la connectivité

La génétique du paysage est un champ de recherche assez récent, en pleine expansion (Holderegger et Wagner 2006; Manel et Holderegger 2013), à l'interface entre écologie du paysage, génétique des populations et statistiques spatiales (Manel et al. 2003). La génétique du paysage est « une discipline qui quantifie explicitement les effets de la composition, de la configuration du paysage et de la qualité de la matrice sur les flux de gènes et la structuration spatiale de la variabilité génétique » (Figure 9) (Storfer et al. 2007). La génétique du paysage s'intéresse aussi à l'influence du paysage sur les adaptations locales (Petren 2013).

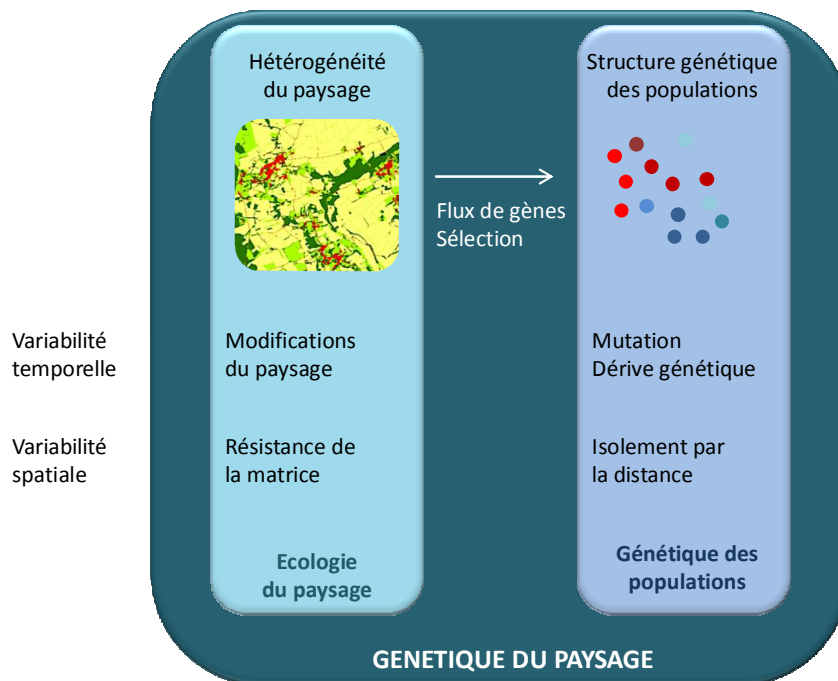


Figure 9 : Modèle conceptuel de l'influence du temps et de l'espace sur les processus étudiés en écologie du paysage et en génétique des populations. La génétique du paysage cherche à comprendre comment l'hétérogénéité spatiale et temporelle du paysage structure la distribution spatiale de la diversité génétique en modifiant les processus de sélection et les flux de gènes. Figure tirée de Wagner et Fortin (2012).

La génétique du paysage se distingue de la phylogéographie par les processus et le pas de temps considérés : si la phylogéographie s'intéresse aux processus de spéciation, à l'effet des changements climatiques passés sur l'évolution des aires de distribution grâce à des marqueurs génétiques qui évoluent lentement (ADN mitochondrial, allozymes) ; la génétique du paysage se focalise sur des événements contemporains (depuis quelques dizaines de générations) à l'aide de marqueurs²² à fréquence de mutation rapide (microsatellites, Single Nucleotide Polymorphism ...).

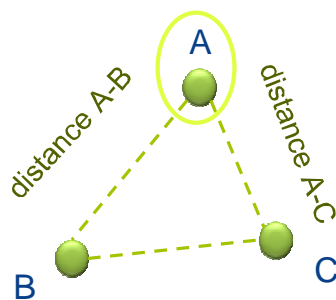
Parmi un large panel d'applications, la génétique du paysage est principalement utilisée pour inférer l'impact de la structure du paysage sur la dispersion des espèces, que ce soit pour estimer la connectivité fonctionnelle du paysage, identifier des barrières potentielles à la dispersion, ou mesurer l'efficacité de corridors (Storfer et al. 2010). Elle offre l'avantage de quantifier les flux de gènes sur plusieurs générations, et d'être opérationnelle pour des espèces difficiles à suivre autrement car trop petites ou cryptiques. Les développements méthodologiques pour modéliser

²² Marqueur génétique : séquence polymorphe d'ADN repérable spécifiquement. Il renseigne sur le génotype d'un individu.

l'influence du paysage sur les flux de gènes sont florissantes (synthétisées dans Hall et Beissinger 2014; Wagner et Fortin 2012) et les méthodes statistiques sont variées (synthétisées dans Balkenhol et al. 2009; Guillot et al. 2009; Legendre et Fortin 2010). Après des débuts foisonnants, la discipline atteint aujourd'hui un certain stade de maturité (Manel et Holderegger 2013), néanmoins, quelques aspects sont encore à perfectionner (Cushman et al. 2013b; Meirmans 2015).

Parmi ceux-là, une attention particulière doit être portée au plan d'échantillonnage : les échantillons sont trop souvent récoltés sans plan d'échantillonnage préétabli, voire de manière opportuniste (Oyler-MacCance et al. 2012; Schwartz et MacKelvey 2009) et les réplifications au niveau du paysage sont très rares (Short Bull et al. 2011). Par ailleurs, l'échantillonnage classique population-centré, qui est la norme en génétique des populations, n'est pas adapté aux espèces qui se distribuent de manière plutôt continue dans l'espace qu'en agrégats disjoints (Prunier et al. 2013). Dernièrement, l'échantillonnage individu-centré a permis de contourner ce problème. Cet échantillonnage peut par ailleurs faciliter l'étude d'espèces naturellement distribuées en populations car les mesures de différenciation génétique ne reposent pas sur des hypothèses théoriques de fonctionnement des populations rarement vérifiées (équilibre de Hardy-Weinberg²³). En outre, les contraintes d'échantillonnage sont moins fortes, et avec le même nombre d'échantillons la couverture spatiale est plus importante et la puissance statistique est accrue (Luximon et al. 2014; Prunier et al. 2013).

Par ailleurs, la structure spécifique des jeux de données en génétique du paysage complique les analyses statistiques (Guillot et Rousset 2013). En effet, pour estimer l'influence des structures paysagères sur les flux de gènes, la méthode classique consiste à comparer les distances génétiques entre paire de dèmes²⁴ avec la composition et la configuration du paysage entre ces dèmes. De ce fait, chaque dème est utilisé dans plusieurs paires (Figure 10), et par conséquent, les données ne sont pas toutes indépendantes les unes des autres, ce qui enfreint l'hypothèse d'indépendance requise dans les tests statistiques paramétriques.



La population A est utilisée dans les paires A-B et A-C

Figure 10 : Illustration du problème de non-indépendance des mesures de distances génétiques, ici entre trois populations.

Les analyses statistiques non paramétriques les plus couramment pratiquées sont les tests de Mantel (Mantel 1967) et les tests de Mantel partiels (Guillot et Rousset 2013; Legendre et Fortin 2010; Smouse et Peakall 1999), or il semble que ces méthodes soient à utiliser avec précaution, voire à proscrire dans l'analyse de données spatiales, dont la génétique du paysage fait partie, car les hypothèses de ces modèles (linéarité et homoscedasticité) ne sont pas vérifiées avec ce type de données (Legendre et al. 2015).

Alors que les modèles linéaires mixtes connaissent un réel engouement en écologie (Burnham et Anderson 2002), car ils ont, entre autre, l'avantage de pouvoir explicitement prendre en

²³ Hypothèses du modèle de Hardy-Weinberg: espèce diploïde à reproduction sexuée et générations non chevauchantes, population panmictique, de taille "infinie", absence de sélection, de mutation et de migration.

²⁴ Dème : unité d'échantillonnage, population ou individu.

compte la structure emboîtée (temporelle ou spatiale) d'un échantillonnage ; l'hypothèse d'indépendance des données complique leur application en génétique du paysage (Storfer et al. 2010). Depuis peu, les modèles linéaires mixtes ont été adaptés avec succès en génétique du paysage (Blair et al. 2013; Peterman et al. 2014a; Phillipsen et al. 2015; van Strien et al. 2012), grâce à l'intégration d'une structure de corrélation spécifique qui explicite les dépendances entre données (maximum likelihood population effects parameterization (MLPE), Clarke et al. 2002).

Pour évaluer la résistance des structures paysagères à la dispersion des papillons, j'utilise la génétique du paysage en apportant une attention particulière au plan d'échantillonnage (individu-centré, localisations tirées au sort dans des paysages répliqués) et aux analyses statistiques (modèles linéaires mixtes).

4- Les papillons comme modèle d'étude

a- Un groupe bien connu, sensible aux modifications du milieu

Les papillons de jour forment le sous-ordre des rhopalocères (*Rhopalocera*) de l'ordre des lépidoptères (*Lepidoptera*), que l'on distingue des papillons de nuit (*Heterocera*) par leurs antennes en massues.

Les papillons de jour ont depuis longtemps suscité l'intérêt des naturalistes et des scientifiques : c'est sûrement le groupe d'insectes le plus étudié (Robbins et Opler 1997), c'est également l'un des groupes phares des programmes de sciences participatives (Manil et al. 2015; Pollard et Yates 1993). Ce sont des animaux faciles à observer, à échantillonner en milieu naturel (Pollard 1977) et à manipuler en laboratoire. Par conséquent, c'est un groupe dont l'écologie et la biologie sont bien connues (Dover et Settele 2009; Dover et Sparks 2000; Settele et al. 2009; Stevens et al. 2010). Les papillons ont souvent été utilisés comme modèle dans les études comportementales (Conradt et Roper 2006; Schultz et Crone 2001; Turlure et al. 2011), dans les recherches de dynamique des populations (Hanski 1994; Hanski et al. 2000; Thomas et al. 1992), d'écologie du paysage (Bergman et al. 2004; Marini et al. 2009; Perović et al. 2015; Sweaney et al. 2014) et de biogéographie (Dapporto et al. 2011; Illàn et al. 2010; Luoto et al. 2006; Pellissier et al. 2012).

Les espèces diffèrent en matière d'exigences écologiques, notamment pour l'alimentation de leurs chenilles : certaines espèces dépendent d'une plante-hôte spécifique, alors que d'autres sont plus généralistes et peuvent se nourrir de nombreux végétaux (Lafranchis et al. 2015). Si leurs capacités de dispersion varient de quelques dizaines de mètres pour les papillons sédentaires, à plusieurs kilomètres pour les plus mobiles ; la plupart des espèces ont une distance moyenne de dispersion aux alentours de 200-250 m (Stevens et al. 2013). Le temps de génération est relativement court car toutes les espèces complètent leur cycle de vie en un an, voire plus rapidement dans le cas d'espèces plurivoltines²⁵.

Les papillons sont présents dans de nombreux milieux, ils sont sensibles à la composition et la configuration du paysage (Dover et Settele 2009) et réagissent rapidement aux changements d'utilisation des sols et aux modifications de leurs milieux (van Dyck et al. 2009), ce qui en fait un groupe indicateur de la qualité de l'environnement (van Swaay et Warren 2012) et du changement climatique (Schweiger et al. 2014; Vickery 2008). Par ailleurs, les papillons sont un groupe

²⁵ Plurivoltine : se dit d'une espèce ayant plusieurs générations par an.

charismatique très apprécié du grand public, et leur déclin actuel (EEA 2013) en fait un porte-parole pertinent pour les campagnes de communication sur la préservation de la nature.

Pour toutes ces raisons, les papillons de jour forment un groupe taxonomique approprié pour l'étude de la fragmentation du paysage. C'est le groupe d'étude retenu dans le projet Levana dans lequel s'insère ma thèse.



Le Machaon (*Papilio machaon*) une espèce très appréciée du grand public.

b- Des communautés filtrées par les facteurs locaux et paysagers

La plupart des espèces de papillons de jour sont liées aux milieux herbacés tels que les prairies et les pelouses (Lafranchis et al. 2015; van Swaay et al. 2006). Les communautés de papillons sont influencées par la composition, la structure et l'hétérogénéité des communautés végétales (Dennis 2004), elles dépendent donc de la gestion des milieux herbacés (Börschig et al. 2013; Kruess et Tschardt 2002; Valtonen et al. 2006).

Au sein des paysages agricoles, les prairies jouent généralement un rôle d'habitat source tandis que les éléments linéaires (bords de routes, chemins enherbés et bords de champs) peuvent avoir un rôle d'habitat alternatif et/ou de corridor (Clausen et al. 2001; Delattre et al. 2013b; Dover et al. 2000; Öckinger et Smith 2007a; Ouin et Burel 2002). Les milieux arbustifs et arborés semblent avoir une influence positive (Krämer et al. 2012; Liivamägi et al. 2014; Öckinger et al. 2012b), *via* des processus de complémentation²⁶ de ressources (Dunning et al. 1999; Ouin et al. 2004). Les lisières et les milieux intra forestiers herbacés (clairières, routes forestières, peuplements ouverts) peuvent ainsi servir de refuges (Dover et al. 1997), offrir des conditions microclimatiques favorables (van Halder et al. 2011), mais aussi des ressources nectarifères et des plantes-hôtes.

Selon les études, l'effet de la connectivité des taches sur l'occurrence, l'abondance des espèces et la diversité locale des communautés de papillons est négligeable (Binzenhöfer et al. 2005; Krämer et al. 2012; Krauss et al. 2003; Steffan-Dewenter et Tschardt 2000) ou positif (Aviron et al. 2011; Brückmann et al. 2010; Ekroos et al. 2013). Les espèces spécialistes et à faible capacité de

²⁶ La complémentation est définie comme l'utilisation par un organisme de ressources non-substituables fournies par des milieux différents.

dispersion sont plus fortement impactées que celles qui sont généralistes et mobiles (Brückmann et al. 2010; Ekroos et al. 2013).

L'hétérogénéité de composition du paysage augmente la diversité des communautés car elle permet la fourniture d'habitats divers (niches écologiques) et accroît les possibilités de complémentation de ressources (Fahrig et al. 2011; Perović et al. 2015). L'hétérogénéité de configuration a également un effet positif sur la diversité des espèces car elle réduit les coûts de déplacement entre habitats (Perović et al. 2015).

c- Un groupe encore peu étudié par la génétique du paysage

En comparaison des très nombreuses études sur leur taxonomie, physiologie, comportement, biologie, dynamique des populations ou leur écologie, les papillons ont été relativement peu étudiés en génétique du paysage. Cela a trait à la difficulté de développer des marqueurs génétiques fiables, notamment des marqueurs microsatellites (Nève et Megléc 2000), pour ce groupe. En effet, les papillons ont un fort taux de mutation (Nève et Megléc 2000; Zhang 2004), ces mutations peuvent affecter les régions du génome identifiées pour repérer les marqueurs génétiques (régions flanquantes²⁷). En cas de mutation dans les régions flanquantes, les marqueurs génétiques ne sont plus détectables.

Parmi les études combinant génétique et paysage chez les papillons, la majorité utilise le paysage *a posteriori* pour expliquer la structure génétique des populations (Collier et al. 2010; Schmitt et Seitz 2002; Williams et al. 2003), et ce ne sont pas des études de génétique du paysage à proprement parler. En effet, les études génétiques sur les papillons qui incluent explicitement des indices paysagers ou des modélisations du paysage sont peu fréquentes (Benedick et al. 2007; Engler et al. 2014; Keyghobadi et al. 2005; Keyghobadi et al. 1999). Les recherches se focalisent principalement sur des espèces menacées (Keyghobadi et al. 2005; Sielezniew et Rutkowski 2012), rares sont celles qui comportent des répliques paysagères, et toutes sont basées sur un échantillonnage population-centré.

De manière générale, les résultats révèlent une plus forte différenciation inter-population et une plus faible diversité intra-population lorsque l'habitat est fragmenté. Ces effets sont de plus forte amplitude pour les espèces écologiquement exigeantes et à faible capacité de dispersion (Engler et al. 2014; Habel et al. 2009b; Habel et al. 2013; Habel et Schmitt 2009; Louy et al. 2007).

5- Cadre de l'étude

a- Biodiversité des paysages agricoles

Les paysages européens sont façonnés par l'agriculture depuis des siècles ; presque la moitié des surfaces en Europe sont aujourd'hui gérées par l'agriculture (Halada et al. 2011), et la moitié des espèces dépendent de ces habitats à vocation agricole (Stoate et al. 2009). L'intensification des pratiques agricoles, l'utilisation de produits phytosanitaires et la destruction des habitats semi-naturels (prairies, haies, zones humides...) après la seconde guerre mondiale ont causé un déclin massif de la biodiversité des espaces cultivés (Stoate et al. 2009). Aujourd'hui, l'enjeu est de promouvoir une agriculture durable, garante de la sécurité alimentaire et de la protection des ressources naturelles.

²⁷ Régions flanquantes : séquence d'ADN qui permettent de localiser le marqueur moléculaire.

Des études scientifiques nous renseignent sur les solutions qui peuvent être envisagées pour développer une agriculture écologiquement intensive, notamment dans le cadre des mesures agro-environnementales subventionnées par la Politique Agricole Commune. Ainsi, la biodiversité décline avec l'intensité des pratiques agricoles : les parcelles en agriculture biologique supportent généralement une plus grande richesse spécifique que celles en agriculture conventionnelle (+ 30 % en moyenne, Bengtsson et al. 2005), mais les résultats varient en fonction des taxons étudiés (Fuller et al. 2005), du contexte paysager (Concepción et al. 2012; Rundlöf et Smith 2006; Tscharrntke et al. 2012; Tuck et al. 2014), et de la durée depuis la conversion (Jonason et al. 2011).

La richesse spécifique et la diversité fonctionnelle des plantes et des animaux augmentent avec la quantité et la diversité des éléments semi-naturels (Billeter et al. 2008; Holzschuh et al. 2010) et avec l'hétérogénéité du paysage (Benton et al. 2003; Fahrig et al. 2011; Tscharrntke et al. 2012). Des phénomènes de « spillover²⁸ » peuvent modifier drastiquement les communautés locales d'invertébrés au cours de la saison (Blitzer et al. 2012; Tscharrntke et al. 2012).

Les éléments linéaires du paysage, de par leur morphologie particulière ont naturellement été intégrés aux éléments pouvant faire office de corridor dans la Trame Verte et Bleue (Allag-Dhuisme et al. 2010b), et certains d'entre eux font partie des éléments topographiques éligibles aux Surfaces d'Intérêt Ecologique de la nouvelle Politique Agricole Commune (bordures de champs, fossés, arbres alignés, haies ou bandes boisées, murs traditionnels en pierre, Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la forêt 2014). S'il paraît intuitif que ces éléments peuvent conduire le mouvement, leur influence dans la dispersion des espèces et la préservation de la biodiversité n'est pas toujours évidente. Ils peuvent aussi bien jouer le rôle d'habitat et de corridor entre taches favorables (Aviron et al. 2011; Decler et al. 2015; Dover et al. 2000; García Del Barrio et al. 2006), que constituer des puits démographiques et limiter les déplacements transversaux (Dover et Fry 2001).

Par ailleurs, les effets théoriques de la perte et de la fragmentation des habitats appliqués au contexte agricole suggèrent qu'il serait pertinent de réfléchir à la mise en place des mesures agro-environnementales non plus à l'échelle de la parcelle ou de la ferme, comme c'est le cas actuellement, mais de coordonner ces actions sur une échelle spatiale plus large (Arponen et al. 2013). La restauration de la fonctionnalité de la matrice agricole, notamment en matière de connectivité, reste à l'heure actuelle un challenge (Donald et Evans 2006) et peu d'études empiriques se sont attachées à évaluer le rôle de la perméabilité de la matrice agricole dans la préservation de la biodiversité des milieux cultivés (mais voir, Delattre et al. 2013b; Sutcliffe et al. 2003).

²⁸ Spillover : déplacements transitoires de population entre habitats semi-naturels et parcelles cultivées dirigés par la temporalité des ressources.

b- Objectif général de la thèse

De l'espèce jusqu'à la communauté, mon travail cherche à expliciter le lien entre connectivité du paysage et diversité des papillons dans les paysages agricoles français en utilisant les fondements théoriques et les méthodes développés à la fois en écologie du paysage et en génétique du paysage (Figure 11). Les données employées ont été intégralement récoltées dans le cadre de ma thèse²⁹ à l'exception de celles de l'article présenté en Annexe B.

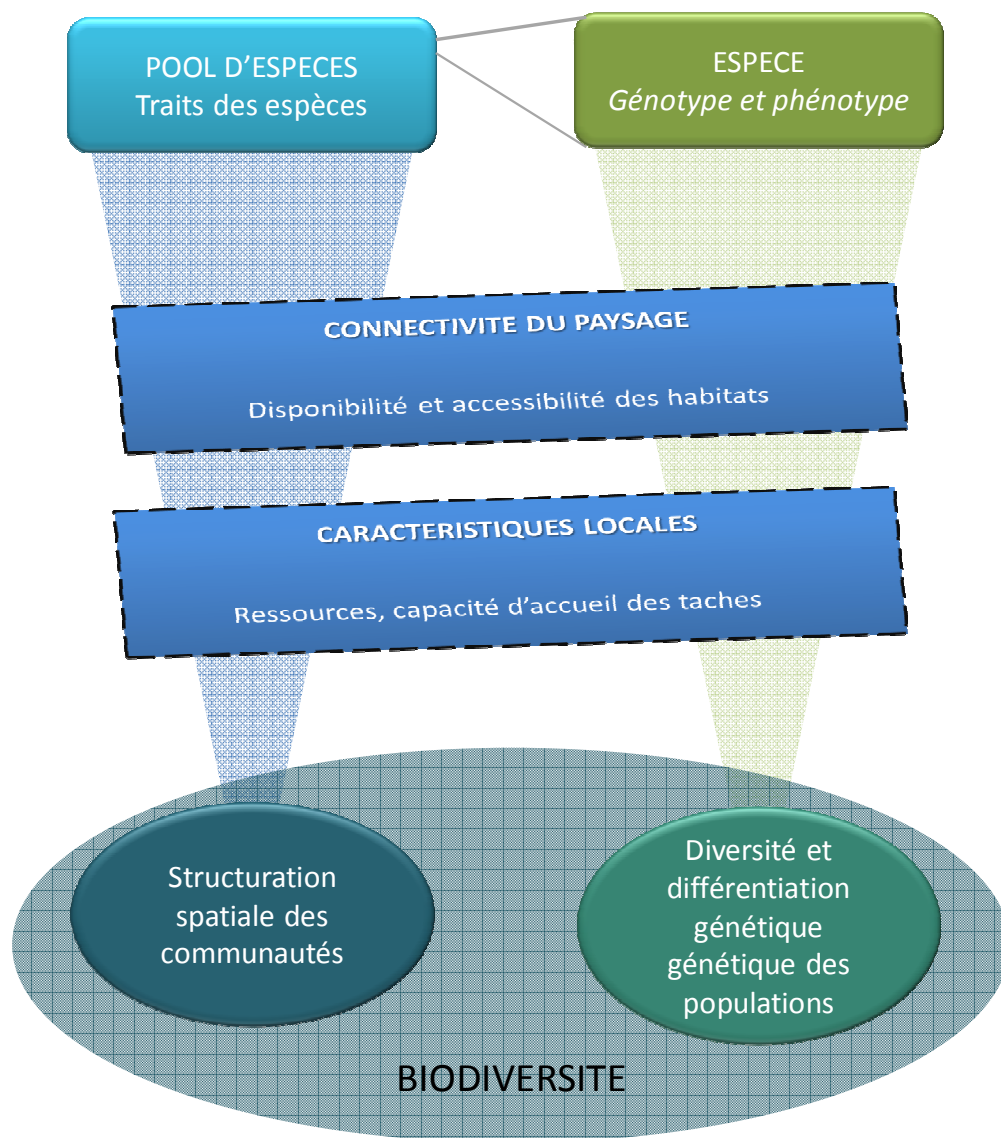


Figure 11 : Cadre général de la thèse. Le rôle du paysage comme filtre des assemblages sera appréhendé grâce à l'écologie du paysage. Les outils développés en génétique du paysage seront mis à profit pour estimer la résistance des milieux à la dispersion des papillons et l'influence du contexte paysager sur la diversité génétique. *En italique : non traité dans cette thèse.*

²⁹ Les données ont été récoltées par moi-même (un quart environ) ainsi que par : Irstea Nogent sur Vernisson : F. Archaux, H. Martin, I. Bilger. INRA de Bordeaux : I. van Halder, L. Barbaro, J. Chenot, J. Dudit, G. Lamontagne, B. Lamouroux, Y. Charbonnier, B. Castagneyrol, F. Vetillard. ENSA de Toulouse : A. Ouin, A. Charneau, P. Tessier, M. Tessier, R. Rudelle, A. Chemin, J. Willm.

c- Organisation du manuscrit

Un premier chapitre de **Méthodes** présente quelques éléments nécessaires à la compréhension des trois parties suivantes et qui font défaut dans ces parties. Le choix des sites d'étude est explicité. La description des paysages étudiés, localisés dans trois régions agricoles contrastées, est également détaillée. Les caractéristiques biologiques et écologiques du Myrtil, le modèle d'étude en génétique du paysage, sont synthétisées. Enfin, le développement des marqueurs génétiques pour cette espèce fait l'objet d'une publication qui est présentée dans ce chapitre.

La **Partie I** du présent document examine l'influence de la connectivité des habitats semi-naturels sur les communautés de papillons des éléments herbacés surfaciques (prairies) et linéaires (chemins et bords de routes) des paysages agricoles. Je cherche à savoir si la réponse des papillons dépend du type de milieu étudié (prairie vs élément linéaire), des traits des espèces et de leur rareté. Le rôle de la connectivité des milieux semi-naturels (prairies, milieux forestiers et éléments linéaires enherbés) sur les assemblages locaux est testé à travers différents indices de connectivité.

Dans la **Partie II**, l'influence des éléments paysagers sur la dispersion du Myrtil est estimée grâce à la génétique du paysage. Plus précisément, je teste l'hypothèse selon laquelle le caractère favorable des milieux pour l'abondance du Myrtil peut être utilisé pour estimer leur résistance à la dispersion de cette espèce.

La **Partie III** s'intéresse à la distribution intra-spécifique de la diversité du Myrtil. Les facteurs locaux et paysagers qui favorisent la richesse allélique de cette espèce sont caractérisés. En croisant les informations récoltées dans les deux premières parties, j'évalue aussi le lien entre diversité génétique et taille de population, et je teste l'hypothèse de co-variation entre diversité spécifique et diversité génétique.

Les résultats de ces trois parties sont ensuite synthétisés et discutés dans le chapitre **Discussion et perspectives**. Pour finir, les implications en matière de conservation sont développées en **Conclusion**.

Deux articles complémentaires aux parties de ce manuscrit sont insérés en **Annexes A³⁰ et B³¹**. L'**Annexe C** évalue l'influence des facteurs locaux et paysagers sur l'abondance du Myrtil, ces informations pouvant éclairer les résultats des parties II et III.

³⁰ L'article en préparation de l'annexe A complète l'article présenté en partie I : à partir du même jeu de données, les communautés de papillons (composition, traits fonctionnels), ainsi que les caractéristiques locales (composition de la végétation et intensité de gestion), sont décrites plus finement. La part d'explication des facteurs locaux et paysagers dans les assemblages est quantifiée.

³¹ L'article de l'annexe B traite de l'influence des caractéristiques locales et paysagères sur les cortèges de papillons des jardins urbains et péri-urbains, à partir de données issues de sciences participatives (Observatoire des Papillons de Jardins).

Les hypothèses testées dans la **Partie I** sont les suivantes :

I-a) Les communautés des prairies sont influencées positivement par la quantité de prairies dans un rayon donné (Figure 12a),

I-b) Les communautés des éléments linéaires herbacés s'appauvrissent avec la distance à la plus proche prairie (Figure 12b),

I-c) Les éléments linéaires herbacés supportent des communautés de papillons à faible enjeu de conservation, dominées par des espèces mobiles et généralistes (Figure 12c),

I-d) Les milieux boisés à proximité ont un effet positif (Figure 12d),

I-e) Les espèces spécialistes des prairies et à faible capacité de dispersion sont plus sensibles au contexte paysager (Figure 12e).

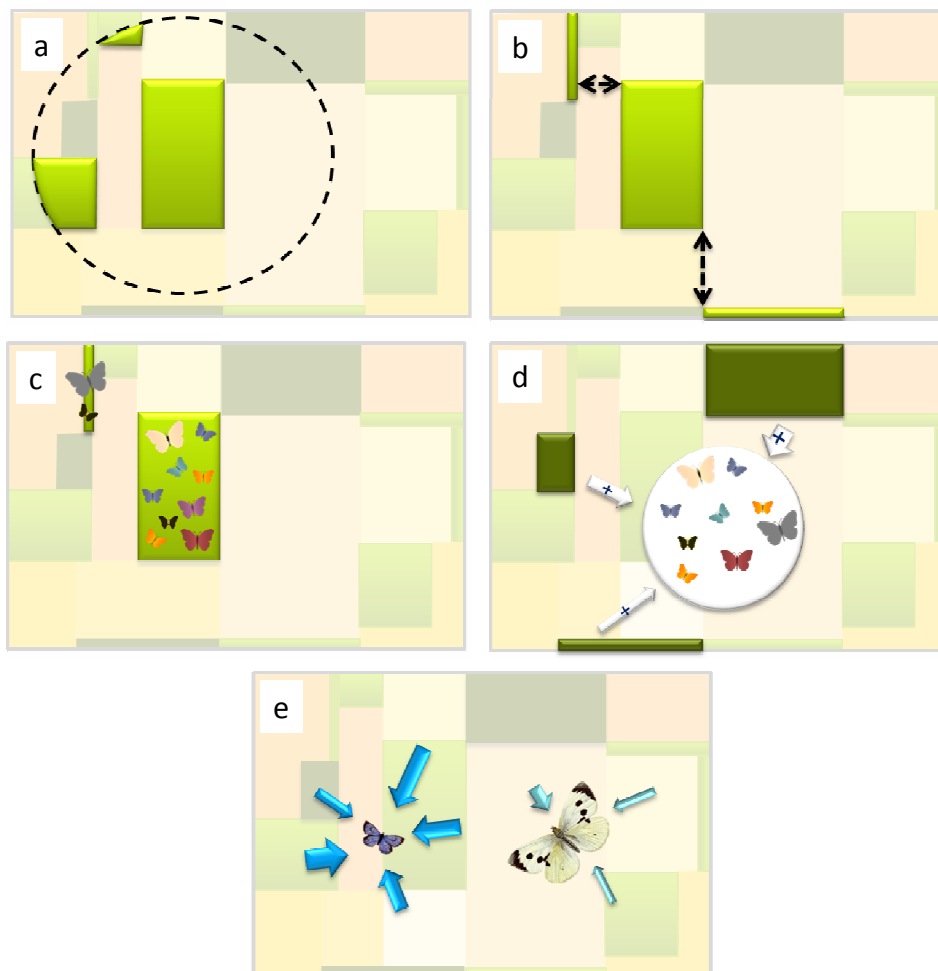


Figure 12 : Illustrations des hypothèses testées dans la Partie I.

Les hypothèses testées dans la **Partie II** sont les suivantes :

II-a) Les prairies, les bandes enherbées et les lisières forestières favorisent les flux de gènes alors que les milieux boisés et agricoles sont des freins à la dispersion du Myrtil (Figure 13a),

II-b) La réponse dépend du sexe des individus car les mécanismes qui sous-tendent la dispersion diffèrent entre mâles et femelles (Figure 13b).

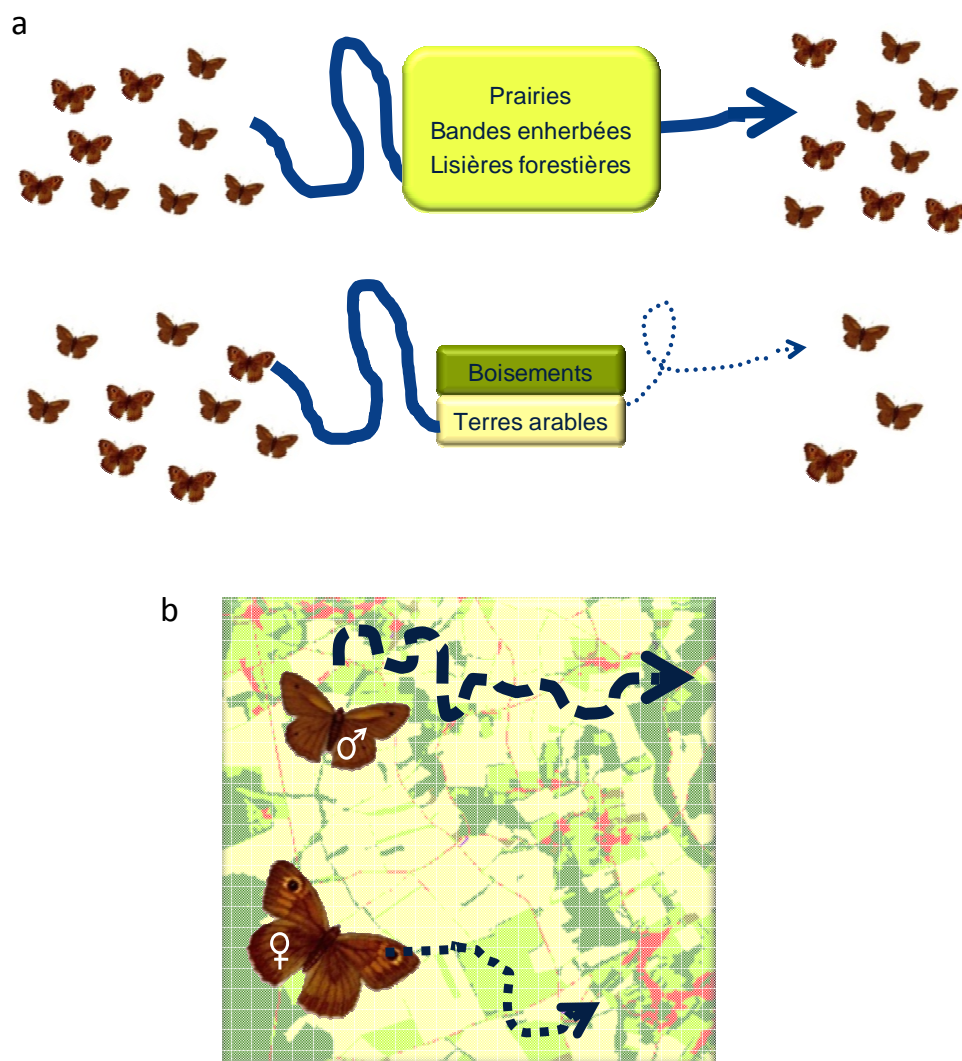


Figure 13 : Illustrations des hypothèses testées dans la Partie II.

Les hypothèses testées dans la **Partie III** sont les suivantes :

- III-a) La diversité génétique dépend du contexte paysager (Figure 14a),
- III-b) La diversité génétique augmente avec la taille des populations (Figure 14b),
- III-c) La qualité du milieu accroît la diversité génétique (Figure 14c),
- III-d) Diversité génétique et diversité spécifique co-varient (Figure 14d).

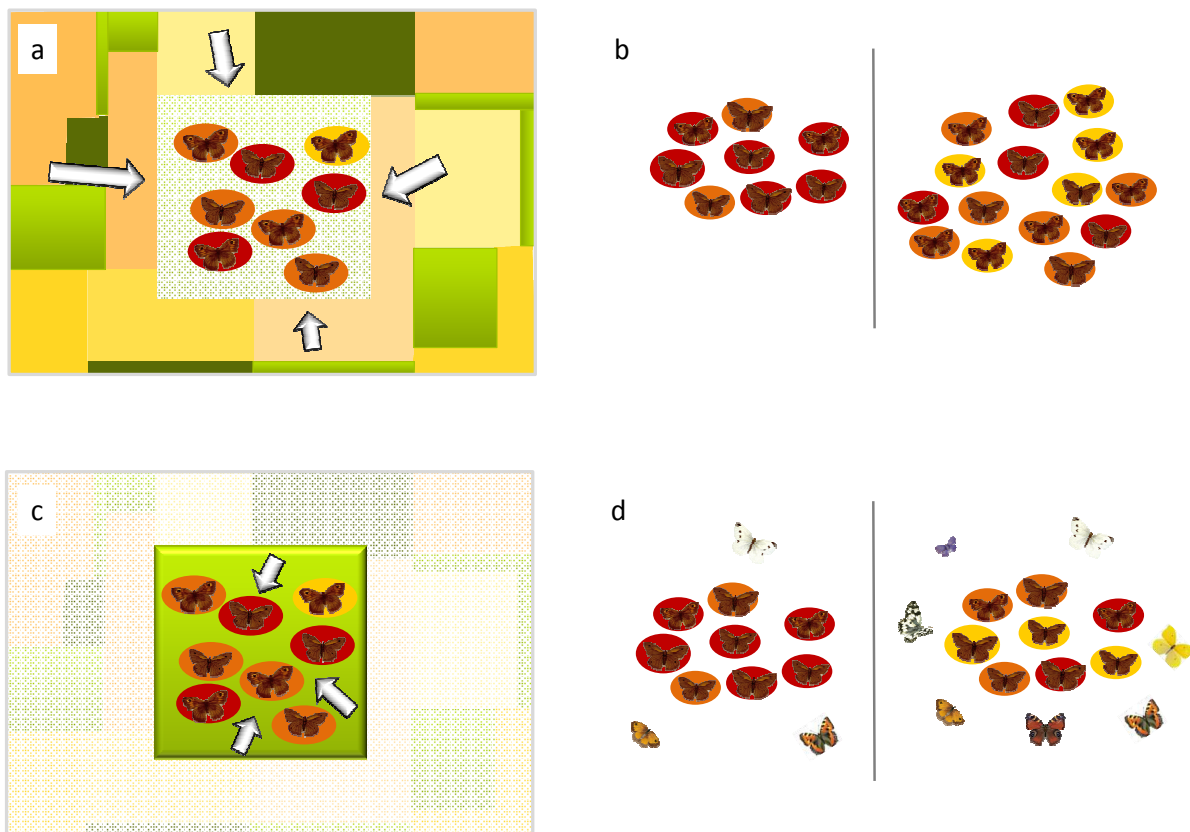


Figure 14 : Illustrations des hypothèses testées dans la Partie III.

Méthodes : Sélection des sites d'étude et développement des marqueurs génétiques



Méthodes : Sélection des sites d'étude et développements des marqueurs génétiques

1- Sélection des sites d'étude

Les campagnes de récolte des données sur le terrain ont été réalisées en parallèle par Irstea Nogent-sur-Vernisson, l'INRA de Bordeaux et l'ENSA de Toulouse. Les sites d'étude ont donc été sélectionnés à proximité de ces trois laboratoires de recherche. Pour Irstea, les départements du Loiret et de l'Yonne ont été envisagés lors du choix des sites ; pour l'INRA de Bordeaux, la Gironde et la Dordogne ; pour l'ENSA de Toulouse, le Gers et la Haute-Garonne.

a- Objectif

La volonté initiale était de sélectionner six paysages agricoles de 5 x 5 km (fenêtres paysagères) par région, selon des gradients orthogonaux d'intensité des pratiques agricoles et de connectivité du paysage. Pour chaque région, l'objectif était de trouver des paysages avec deux niveaux d'intensité agricole (pourcentage d'agriculture biologique fort et faible) et trois niveaux de connectivité des prairies (fort, intermédiaire et faible); en limitant autant que possible toutes les autres sources de variations paysagères (proportion de boisements, de terres arables, de surfaces imperméabilisées, biais stationnel lié à l'agrégation des prairies le long des cours d'eau... etc.).

b- Méthodes

La sélection des fenêtres paysagères a nécessité la création de cartes régionales par compilation des sources d'informations géographiques nationales disponibles :

- BD Topo® de l'Institut Géographique National,
- Registre Parcellaire Graphique de 2011,
- Surfaces en agriculture biologique, Agence bio 2011,
- Occupation des sols, Corine Land Cover 2010.

Cependant, les informations géographiques disponibles sont lacunaires : les parcelles agricoles qui ne sont pas soumises aux versements d'aides de la Politique Agricole Commune ne sont renseignées dans aucune couche géographique.

Ces informations offrent une précision limitée pour les variables d'intérêts :

- la localisation des parcelles en agriculture biologique n'est pas disponible, seule la surface en agriculture biologique par commune est accessible,
- le type de culture par parcelle n'est pas connu, seule la proportion de chaque culture est indiquée par îlot³².

Comme il n'était pas envisageable de corriger et de compléter ces informations à l'échelle régionale, la stratégie adoptée a été : i) de sélectionner des fenêtres potentielles avec les informations disponibles (Sélections 1 et 2, Figure 15), puis ii) de compléter/corriger par digitalisation et

³² Ilot : ensemble de parcelles contiguës cultivées par un même exploitant.

vérifications de terrain les surfaces en prairies, et iii) de localiser les parcelles en agriculture biologique en rencontrant les exploitants agricoles des communes concernées (Figure 15).

Dans une première étape, seuls les paysages ayant des proportions similaires de surfaces boisées, imperméabilisées (bâti et routes goudronnées), agricoles et prairiales ont été retenus grâce à un processus de « fenêtre glissante » de 5 x 5 km (sélection 1, Figure 15) effectué avec ArcGIS 10®. Les gammes de proportions recherchées de ces milieux ont été définies pour chaque région de manière à sélectionner des paysages à dominante agricole (>60%), peu urbanisés (<5%), contenant au minimum 5 % de prairies et moins de 15% de surfaces non-renseignées.

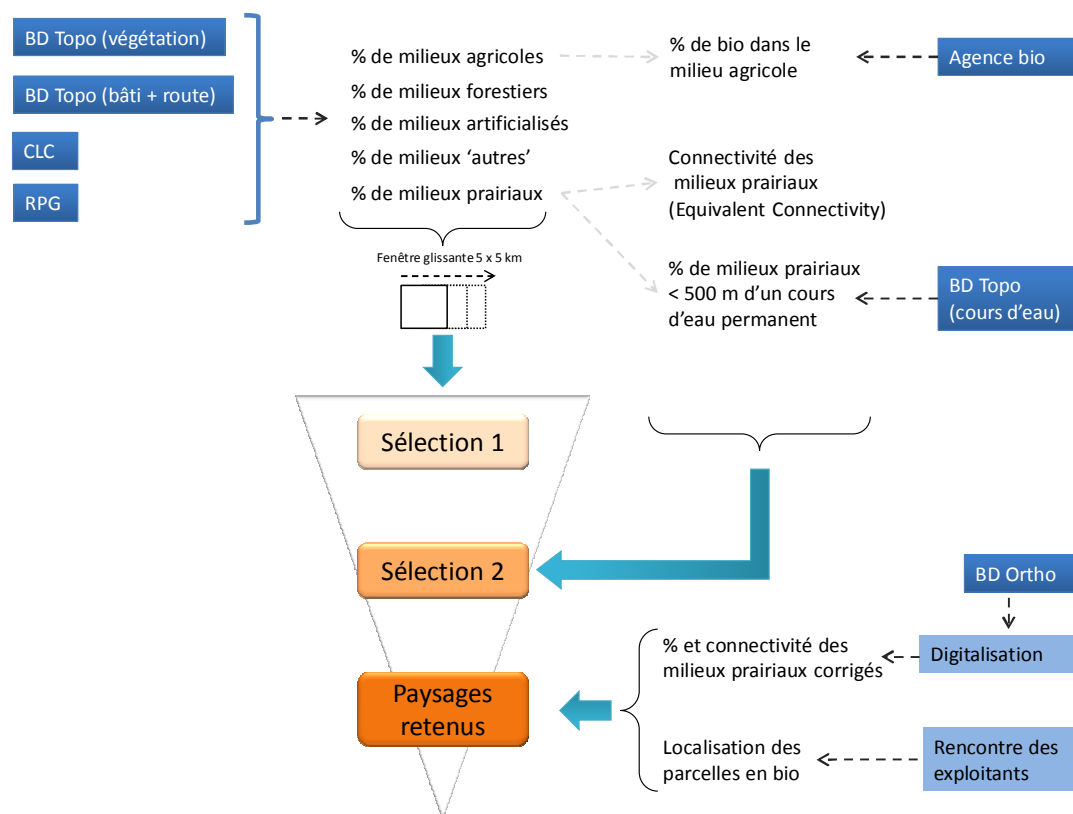


Figure 15 : Etapes de la sélection des fenêtres paysagères et sources d'informations utilisées.

Dans une deuxième étape, pour chaque fenêtre paysagère retenue par la sélection 1 :

- la connectivité des prairies à l'échelle du paysage a été calculée avec l'indice Equivalent Connectivity (paramétré avec 5% de dispersion à 500 m) de la théorie des graphes (logiciel Conefor, Saura et Torné 2009),
- le pourcentage de surfaces agricoles en agriculture biologique a été moyenné à l'échelle de la fenêtre,
- la proportion de prairies à proximité des cours d'eau permanents a été calculée pour détecter un biais stationnel trop important entre fenêtres.

Ces trois indices ont permis de restreindre le nombre de fenêtres possibles et de choisir des fenêtres « bio » (pas de surfaces agricoles en bio) et « non bio » (plus de 10 % des surfaces agricoles en bio) le long d'un gradient de connectivité, sans biais stationnel majeur (proximité des prairies au cours d'eau, sélection 2, Figure 15).

Enfin, la digitalisation des prairies sur photos aériennes dans un nombre limité de fenêtres par région (6 à 10), et la localisation des parcelles en agriculture biologique (rencontre des exploitants), ont

permis de sélectionner les fenêtres paysagères étudiées dans le projet Levana (paysages retenus, Figure 15).

c- Description des sites choisis

Pour Irstea Nogent sur Vernisson, les paysages ont été échantillonnés en Bourgogne dans l'Yonne (Figure 16), autour d'Auxerre, où le paysage est relativement plat à vallonné. Cette zone est dominée par des grandes cultures annuelles de colza, de céréales et de maïs ; les prairies sont principalement pâturées (Figure 17). En Aquitaine, l'étude a été réalisée dans l'Entre-deux-Mers délimité par les fleuves de la Dordogne au nord et de la Garonne au sud (Figure 16). Il s'agit d'un paysage de collines, de coteaux, de plateaux et de vallées, cultivé principalement pour la vigne, ainsi que quelques cultures annuelles. La plupart des prairies y sont fauchées une à deux fois dans l'année (Figure 17). En région Midi-Pyrénées, les échantillonnages ont été effectués dans les Coteaux de Gascogne (Figure 16), une zone vallonnée caractérisée par une mosaïque hétérogène de cultures, de prairies, de bois et de haies. Les prairies y sont gérées par pâturage et/ou par une ou deux fauches annuelles (Figure 17).

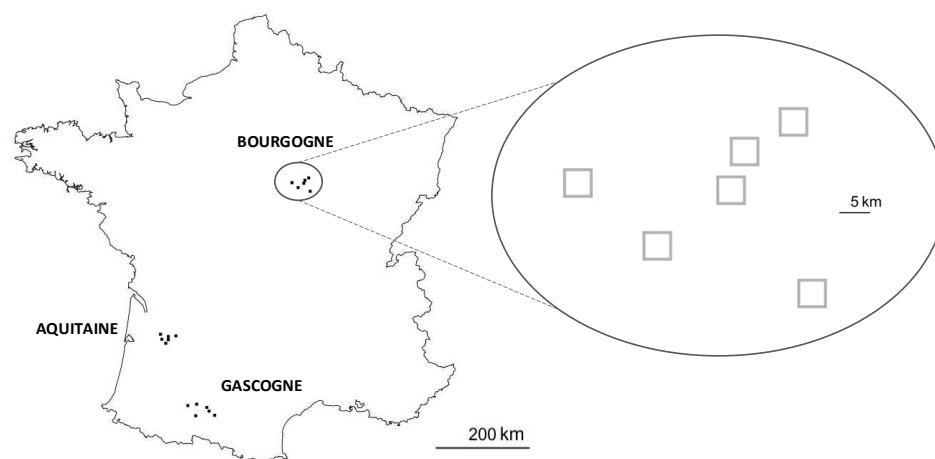


Figure 16 : Localisation des sites d'étude



Figure 17 : Photographies des zones d'étude. A gauche : en Bourgogne, au centre : en Aquitaine, à droite : en Midi-Pyrénées.

Après sélection des sites, des validations sur le terrain ont permis de cartographier les prairies réellement présentes. Comme souhaité, les fenêtres choisies présentent un faible gradient de surfaces boisées ($24.1\% \pm 1.2$, Tableau 2), de surfaces imperméabilisées ($2.9\% \pm 0.5$, Tableau 2) et de surfaces cultivées en vignes, vergers ou cultures annuelles ($52.1\% \pm 2.6$, Tableau 2). Malheureusement, les vérifications sur le terrain ont parfois significativement modifié les surfaces en prairies ce qui a élargi la gamme restreinte initialement souhaitée (de $14.3\% \pm 0.7$ à $17.3\% \pm 2.3$, Tableau 2), et modifié les gradients de connectivité attendus par région (Tableau 2).

Tableau 2 : Description des 18 fenêtres paysagères choisies. Localisation, proportion par classe d'occupation du sol et connectivité des prairies. Les fenêtres sont classées par type d'agriculture (bio / non bio) et par connectivité croissante des prairies avant vérifications des prairies sur le terrain.

Fenêtre	% Prairies		% Milieux boisés	% Terres arables	% Vignes / Vergers	% bâti et routes	% Agri. bio.	Connectivité des prairies (EC x10 ⁵)		
	Av. verif. terrain	Ap. verif. terrain						Av. verif. terrain	Ap. verif. terrain	
Aquitaine	Bio / peu connect.	12	16	26	9	40	3	11	10	16
	Bio / moy. connect.	13	16	22	5	47	3	10	11	15
	Bio / très connect.	13	14	23	7	48	2	15	13	13
	Non bio / peu connect.	13	16	29	13	31	6	0	8	12
	Non bio / moy. connect.	13	16	28	4	43	3	0	10	16
	Non bio / très connect.	13	15	25	11	39	4	0	13	16
Bourgogne	Bio / peu connect.	13	11	21	64	0	2	13	12	9
	Bio / moy. connect.	14	14	23	53	3	4	10	14	16
	Bio / très connect.	15	16	28	47	5	3	12	17	18
	Non bio / peu connect.	14	15	24	55	0	3	0	12	13
	Non bio / moy. connect.	14	14	25	56	1	2	0	16	16
	Non bio / très connect.	16	14	23	59	0	2	0	20	20
Gascogne	Bio / peu connect.	14	20	20	54	0	2	13	12	18
	Bio / moy. connect.	15	28	26	42	0	2	10	15	36
	Bio / très connect.	18	25	22	49	0	2	16	19	29
	Non bio / peu connect.	15	16	23	55	0	3	0	12	19
	Non bio / moy. connect.	17	28	22	44	0	3	0	16	34
	Non bio / très connect.	15	18	24	52	0	2	0	18	28

Ainsi, au vu :

- du faible contraste de gestion (fenêtres « bio » avec seulement 10 à 16 % de la Surface Agricole Utile en agriculture biologique, Tableau 2),
- du gradient de connectivité des prairies faussé par les informations initialement disponibles,
- et de la corrélation entre proportion de prairies et connectivité des prairies dans deux des régions (Bourgogne et Midi-Pyrénées, Figure 18),

les six fenêtres de chaque région sont considérées comme des entités paysagères similaires du point de vue de leur composition, elles constituent des réplicats paysagers.

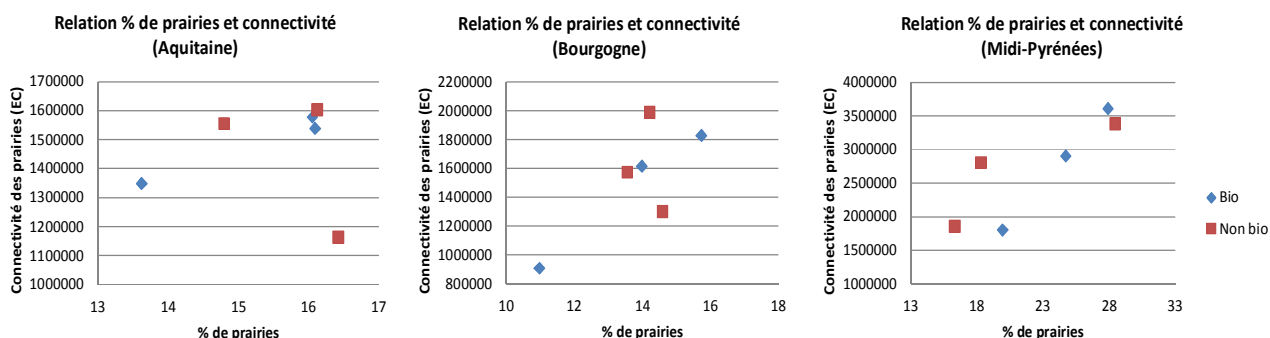


Figure 18 : Relation entre proportion de prairies et connectivité des prairies (après vérifications sur le terrain) des fenêtres sélectionnées dans les trois régions étudiées.

2- Développement des marqueurs génétiques

a- Choix de l'espèce

Le volet génétique de ma thèse a été réalisé sur une seule espèce de manière à limiter les contraintes logistiques et financières. L'espèce choisie devait répondre aux besoins suivants :

- espèce présente dans les trois régions,
- facilement échantillonnage dans des paysages agricoles « classiques » (non dépendante de pelouses calcaires par exemple),
- et dont les marqueurs microsatellites étaient disponibles.

Aucun papillon ne remplissait ces conditions, mais j'ai pu profiter du développement de marqueurs microsatellites pour le Myrtil (*Maniola jurtina*, Linnaeus 1758, *Nymphalidae Satyrinae*), financé dans le cadre d'un autre projet (Trans-fert) par le CNRS de Moulis.

Le Myrtil est une espèce univoltine abondante en Europe et répandue sur l'ensemble du territoire français (Manil et al. 2015). Cette espèce est inféodée aux habitats herbacés, elle utilise préférentiellement les prairies, les lisières forestières, les friches, les haies (Figure 19) et dans une moindre mesure les bandes enherbées et les bords de routes, où sa chenille se nourrit de différentes espèces de graminées : fétuques, dactyle, agrostis, bromes (Brakefield 1982; Lafranchis et al. 2015; Pollard 1981). Au sein d'une prairie en lisière de forêt, les Myrtils vont préférentiellement se trouver le long de la lisière (Figure 20).

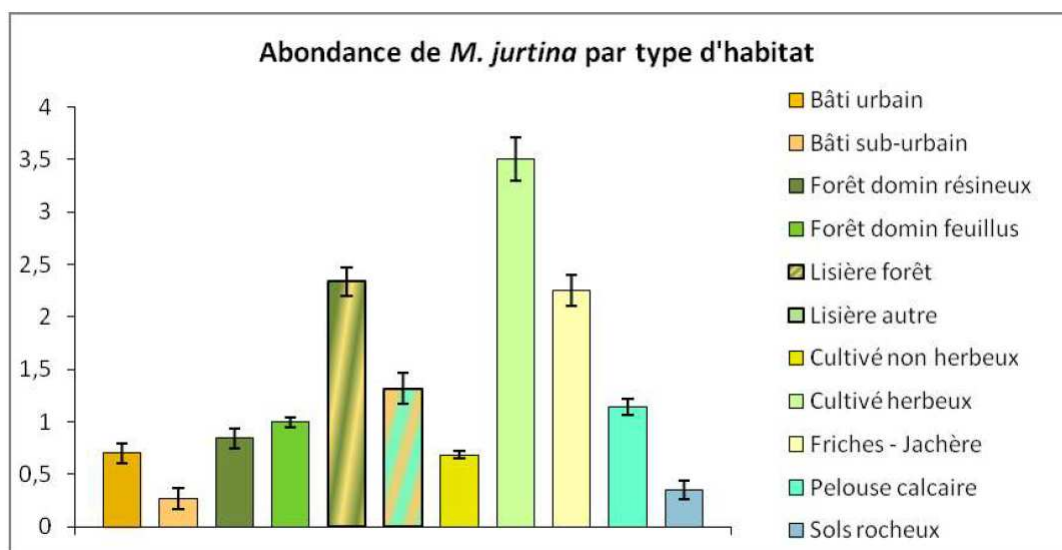


Figure 19 : Abondance du Myrtil par type d'habitat en France (Suivi Temporel des Rhopalocères de France). Figure extraite de Manil et al. (2015).

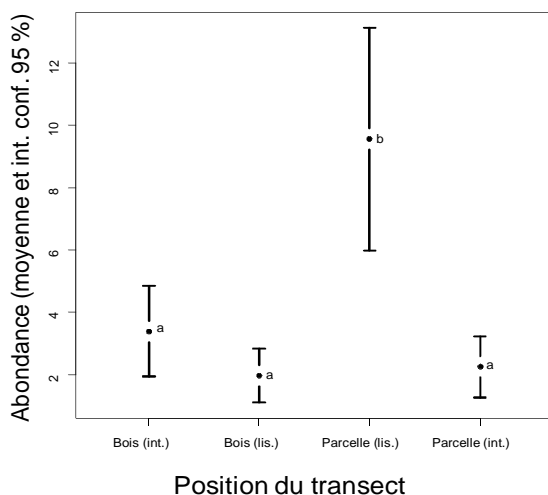


Figure 20 : Abondance du Myrtil le long du gradient forêt-milieu ouvert. Données issues du projet BILISSE (Deconchat et al. 2014).

Comme de nombreux papillons de jour, l'abondance du Myrtil décline depuis plusieurs décennies en Europe (EEA 2013), notamment dans les paysages agricoles intensifs. Dans ces paysages, les habitats herbacés sont morcelés, la dispersion du Myrtil peut donc être cruciale pour la persistance des populations (Delattre et al. 2013b).

Le Myrtil a une capacité de dispersion moyenne au regard des autres espèces de papillons : selon les études, la distance de dispersion est comprise entre 50 et 300 m (Öckinger et Smith 2007a; Ouin et al. 2008; synthétisé dans Schneider 2003; Stevens et al. 2013). Même si des événements rares de dispersion sur plusieurs kilomètres ont pu être observés (Schneider et al. 2003), les individus sont plutôt sédentaires et effectuent généralement l'ensemble de leur cycle de vie dans un rayon d'une centaine de mètres (Grill et al. 2006). Les Myrtils sont sensibles à l'hétérogénéité de la matrice et une grande proportion des individus qui franchissent la bordure d'une tache retournent dans celle-là (Conradt et Roper 2006). Ce papillon a deux stratégies de dispersion : un mouvement de recherche systématique ("foray search") lorsqu'il explore à proximité immédiate de son habitat : les individus volent en boucle autour de leur point de départ (Conradt et al., 2003), et des vols directs ("direct flights") lorsqu'il disperse à longue distance (Delattre et al., 2010a). Une étude de capture-marquage-recapture montre que les mouvements entre taches diminuent avec la distance inter-taches, et sont influencés, dans une moindre mesure, par la composition de la matrice (Ouin et al. 2008). Si les mâles ont une activité de vol supérieure aux femelles (Brakefield 1982; Merckx et van Dyck 2002), il semble que la distance de dispersion soit similaire entre sexes (Merckx et van Dyck 2002). Les femelles ont une plus grande propension à franchir les bordures de taches d'habitat (Kallioniemi et al. 2014) et effectuent plus fréquemment des vols directs (Delattre et al. 2010a).

Le dimorphisme sexuel de l'espèce (Figure 21) permet de distinguer mâles et femelles lors de l'échantillonnage génétique.

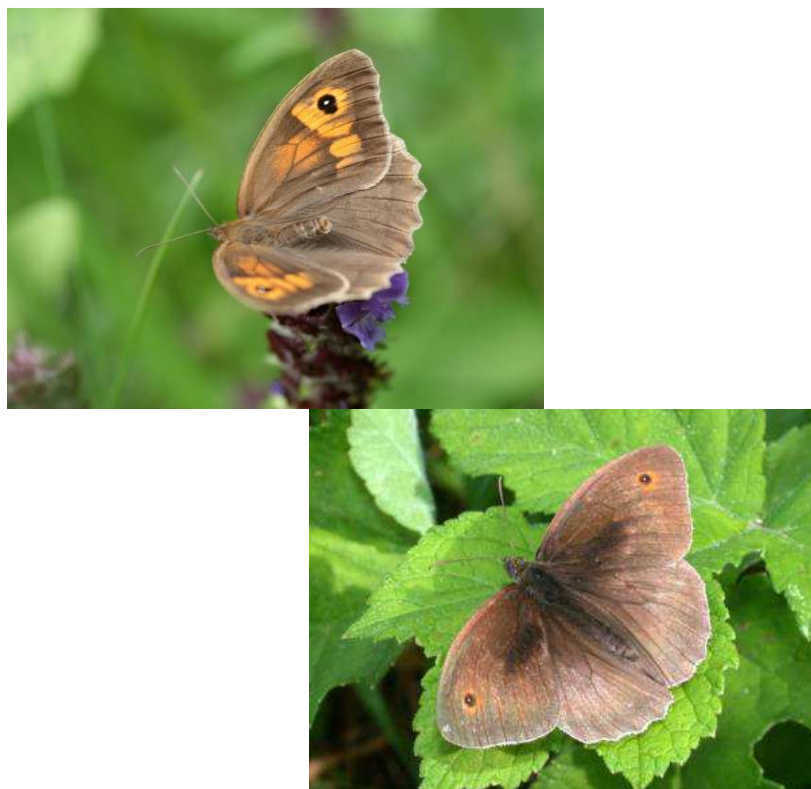


Figure 21 : Femelle de Myrtil avec plages fauves à l'intérieur des ailes antérieures et gros ocelles (en haut à gauche, crédit : F. Archaux), et mâle uniformément brun à l'intérieur des ailes antérieures, larges androconies sombres et ocelles plus petits (en bas à droite, crédit : Philippe Mothiron).

b- Développement des marqueurs microsatellites

15 nouveaux marqueurs microsatellites pour le Myrtil, *Maniola jurtina*

Pour étudier l'influence du paysage sur la dispersion et la diversité génétique du Myrtil, 15 marqueurs microsatellites ont été développés par ECOGENICS GmbH (<http://www.ecogenics.ch>; Zürich, Switzerland) à partir de 12 individus. Cet article évalue la pertinence de ces marqueurs pour les études de génétique des populations à partir de 96 échantillons issus de 6 populations réparties sur toute la France. Les protocoles de mise au point des marqueurs, d'extraction et d'amplification sont détaillés. Les caractéristiques des marqueurs en termes de nombre d'allèles, d'écart à l'équilibre d'Hardy-Weinberg, d'hétérozygotie observée et attendue, de fréquence d'allèles nuls³³ et de déséquilibre de liaison sont présentées.

Parmi les 15 marqueurs développés, aucun déséquilibre de liaison n'a été détecté, cependant un des marqueurs est situé sur un chromosome sexuel : toutes les femelles paraissent homozygotes. Cinq marqueurs ne sont pas à l'équilibre d'Hardy-Weinberg. Les loci sont dans l'ensemble très polymorphes avec un nombre d'allèles variant de 3 à 55. Un des marqueurs présentant un très fort taux d'allèles nuls a été écarté des analyses dès le départ. Sept autres marqueurs présentent des fréquences importantes d'allèles nuls (>15%). Néanmoins, les calculs de F_{st} ³⁴ corrigés pour la présence d'allèles nuls sont très corrélés aux F_{st} non corrigés.

Globalement, malgré la présence d'allèles nuls, 14 des 15 marqueurs développés semblent adéquats pour les analyses de génétique des populations³⁵. La structuration génétique des populations de Myrtil est très faible ($F_{st} < 0.02$) ce qui peut s'expliquer par des distances de dispersion supérieures à l'échelle d'étude ou par des déplacements « en pas japonais » entre populations. L'utilisation de ces marqueurs dans le cadre de la génétique du paysage devrait permettre d'en savoir plus.

Article soumis le 29 juillet 2015 à *Biochemical Systematics and Ecology*, accepté avec révision mineure le 12 septembre.

³³ Lorsqu'il y a une mutation dans une région flanquante d'un marqueur, une des deux amorces ne peut s'accrocher sur l'ADN et l'amplification correcte du marqueur microsatellite est impossible. C'est le problème de l'allèle nul : l'allèle existe mais il n'est pas amplifié.

³⁴ F_{st} : Indice qui mesure la différenciation entre populations à partir des fréquences alléliques intra- et inter-population.

³⁵ Ces marqueurs sont pertinents pour les analyses de génétique des populations qui sont moins sensibles à la présence d'allèles nuls et pour lesquelles les indices de distances génétiques peuvent être corrigés (Chapuis and Estoup 2007). En revanche, certains de ces marqueurs, avec des taux d'allèles nuls trop élevés, ne sont pas adaptés pour des analyses de génétique du paysage basées sur un échantillonnage individu-centré. C'est la raison pour laquelle seule une partie des marqueurs développés a été utilisée dans les parties II et III.

FIFTEEN NEW POLYMORPHIC MICROSATELLITE LOCI FOR THE MEADOW BROWN BUTTERFLY, *MANIOLA JURTINA*

Murielle Richard¹, Anne Villemey², Virginie M. Stevens¹, Gaelle Blanvillain¹, Sophie Dardenne¹, Michel Baguette^{1,3}.

1: CNRS USR 2936, Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS, route du CNRS, F-09200 Moulis, France

2: National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea), UR EFNO, Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson, France

3: Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, rue Cuvier 57, F-75005 Paris, France

Abstract

We characterized fifteen microsatellite markers for the butterfly *Maniola jurtina*. For the six studied populations (96 samples) the total number of alleles per locus ranged from 3 to 55 and mean overall expected heterozygosity across all loci was 0.74. In spite of a high frequency of null alleles detected in part of the loci, a recurrent phenomenon in Lepidopteron, the estimation of pairwise F_{ST} seems rather insensitive to the presence of these null alleles as shown by the high correlation between F_{ST} calculated after correction for the presence of null alleles and non-corrected F_{ST} , indicating that the loci may be usable in population genetics.

Keywords: microsatellite, *Maniola jurtina*, 454 method, population genetics, France

Introduction

Maniola jurtina is a widespread univoltine species in north-western Europe. Although it is one of the most abundant butterflies in France, *M. jurtina* has declined over the last two decades (EEA 2013) and suffered from habitats loss in intensively cultivated landscapes where patchiness of remnant suitable habitats makes dispersal ability crucial (Delattre et al. 2013). Quantifying gene flow within and between these remnant sites is thus key to understand population dynamics and to estimate the risks of high habitat fragmentation due to human activities, and ultimately to design conservation plans. Here we report the isolation and characterization of 15 unlinked microsatellite loci, validated, for their use in population genetics studies, on 96 individuals from six populations representing five regions all around France.

Methods

Microsatellite analysis and genotyping

Loci were developed by ECOGENICS GmbH (<http://www.ecogenics.ch>; Zürich, Switzerland) using DNA from the head of 12 individuals (6 males and 6 females). Size-selected fragments from genomic DNA were enriched for SSR content by using magnetic streptavidin beads and biotin-labeled GATA and GTAT repeat oligonucleotides. The SSR-enriched library was analyzed on a Roche 454 platform using the GS-FLX Titanium reagents. The total 9509 reads had an average length of 427 base pairs. Of these, 646 contained a microsatellite insert with a tetranucleotide of at least 6 repeat units. Suitable primer design was possible in 374 reads. After testing for the quality of amplification and polymorphism, 15 loci were finally selected and tested on a larger sample of individuals from France (Tableau 3).

To test for their utility in population genetics, we re-amplified the 15 selected loci on a set of 96 individuals originating from 6 populations (16 individuals per population) from five regions all around

France (from North-East to South-West: Lorraine, Franche-Comté, Burgundy, Midi-Pyrénées, Aquitaine). We used non-letal DNA sampling by collecting one leg per individual.

We extracted total DNA from individual butterflies leg using the DNeasy Blood and Tissue kit (Qiagen, Valencia, CA). Before enzymatic digestion, each butterfly leg was cut in 4-8 pieces to facilitate DNA extraction. The 15 loci were amplified in three Multiplexes, in 10µl reaction volumes using Qiagen Type-it Microsatellite kit with 5 µl of PCR MasterMix (HotStarTaq Plus DNA polymerase, PCR buffer, dNTP mix), 1 µl of template DNA (1–10 ng), 1 µL of primer mix (final concentrations: see Tableau 3) and 3 µl of high purity water. Polymerase chain reaction (PCR) conditions were set on Senso Quest thermal cycler as follows: initial denaturation 10 min at 94 °C; 35 cycles of 1.5 min (for the 10 first) or 30 s (for the 25 following) at 56 °C, 30 s at 72 °C; final elongation of 5 min at 72 °C. Total reaction volume was 10 µL, of which 1 µL was DNA. PCR products were run on an ABI 3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems) with the GeneScan-500 LIZ size standard and we performed genotyping and manually confirmed all peaks with GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems).

Genetic analyses

We tested for linkage disequilibrium among pairs of loci using Genepop (Rousset 2008), we used GenAlEx (Peakall and Smouse 2012) to obtain the number of alleles per marker, expected and observed Heterozygosity and departure from Hardy-Weinberg equilibrium. We used FreeNA (Chapuis and Estoup 2007) and Micro-Checker (Van Oosterhout et al. 2004) to detect the presence of null alleles and quantify their frequency. FreeNA was also used for the estimation of the pairwise F_{ST} .

Results

Tableau 3 summarizes the results. The total number of alleles per locus in the 96-samples set ranged from 3 to 28 and there was no linkage disequilibrium between pairs of loci. Mean overall expected heterozygosity across all loci was 0.74. Five loci repeatedly departed from Hardy–Weinberg Equilibrium (bold values in Tableau 3). One locus had a very high frequency of null alleles (Mj0272) and was discarded from estimations of heterozygosity; seven others exhibited moderate frequency of null alleles (> 15%). The high frequency of null alleles estimated for the locus Mj2410 was due to a sex-linkage: all females were homozygote (butterflies have a ZW sex-determination system, with heterogametic ZW females and homogametic ZZ males). Pairwise F_{ST} among the 6 populations are shown in Tableau 4, for 14 loci with or without the ENA correction for the presence of null alleles (Chapuis and Estoup 2007) and for the 9 loci which do not exhibit a departure from Hardy-Weinberg equilibrium over all the populations. The correlations between these two F_{ST} estimates are shown in Figure 22.

Tableau 3: Characteristics of 15 microsatellite loci in *Maniola jurtina*, tested on 96 individuals from 6 populations, from several regions in France (from North-East to South-West: Lorraine, Franche-Comte, Burgundy, Midi-Pyrenees, Aquitaine).

Locus (GenBank AN)	Primer Sequence (5'-3')	MP	[Pp] (μ M)	Repeat motif	size-range (bp, n=96)	NA (n=12)	NA (n=96)	Mean He (SE)	Mean Ho (SE)	Frequency of Null alleles: mean (range)	
Mj0008 (KT264265)	F: PET-CGTGTCGCCTAAACCACATC R: TGGCAACCCTAAACCCTACG	1	0.2	(ACAT)7	93-155	3	3	0.038 (0.028)	0.042 (0.031)	0.001	(0.000-0.001)
Mj3956 (KT264271)	F: PET-CAACATCGGGAGTCGAAACG R: CTCAGCCAGGATACCCACTC	2	0.12	(GATA)7	110-249	5	17	0.783 (0.035)	0.356 (0.057)	0.242	(0.183-0.290)
Mj5331 (KT264274)	F: PET-TTAGACCGTGATCCCACTGC R: ATTTGATAGGCAACGAGGC	3	0.12	(TATC)10	100-131	11	19	0.876 (0.011)	0.833 (0.042)	0.031	(0.000-0.087)
Mj5287 (KT264273)	F: 6FAM-GCTAGCTCGTGGGTACTCTG R: CTCCAAGCAATAAGACCGCC	1	0.3	(GATA)11	128-189	7	10	0.413 (0.072)	0.094 (0.048)	0.250	(0.189-0.346)
Mj7232 (KT264279)	F: 6FAM-AAGTTACAAGAGCGTTGGCG R: GCGGGAACCTTTGGGTTTTTC	2	0.24	(CTGT)7	146-221	9	12	0.803 (0.011)	0.677 (0.057)	0.082	(0.015-0.175)
Mj4870 (KT264272)	F: 6FAM-ATGATCCATAGCTGCGTTGC R: CTCCTTAGCGCTTACACGTC	3	0.2	(ATGT)7	161-178	4	10	0.707 (0.015)	0.396 (0.100)	0.177	(0.000-0.330)
Mj7132 (KT264278)	F: NED-ATCTGCGGATTGTCAGTTGG R: CACTATTGAGCACGTGTGTCC	1	0.16	(TATG)13	159-211	11	11	0.808 (0.016)	0.779 (0.037)	0.023	(0.000-0.058)
Mj5522 (KT264275)	F: NED-TGATCTTTGCCAGCAGGAAC R: AGTGTAAGCTGGCCCTAAAC	2	0.12	(GATA)8	156-207	9	17	0.846 (0.007)	0.521 (0.026)	0.180	(0.129-0.226)
Mj3637 (KT264270)	F: NED-CTTCGCAAAATAACGTCTGC R: AGATACTCCATTGACCCGGC	3	0.12	(TCTA)7	171-207	5	8	0.734 (0.013)	0.490 (0.037)	0.143	(0.112-0.238)
Mj5647 (KT264277)	F: PET-GCGTTCTGATTACCACCCTG R: GCGACAGTCCCCTAAGATCG	1	0.3	(TATG)13	172-246	9	28	0.860 (0.021)	0.367 (0.082)	0.261	(0.001-0.381)
Mj0247 (KT264266)	F: PET-ATTCCACAAACGAGCCAACG R: ACTCCGATGGTAAGAGGTGC	2	0.24	(GATG)8	185-312	13	37	0.917 (0.005)	0.750 (0.043)	0.087	(0.021-0.160)
Mj2410* (KT264269)	F: PET-TAATTAGAGTTTGCGCGGGG R: CGCACACCGCAGTATAAGTG	3	0.24	(TGTA)7	189-262	9	21	0.869 (0.009)	0.573 (0.078)	0.152	(0.001-0.290)
Mj5563 (KT264276)	F: VIC-CGGTTTTGCCGATAGCGTAG R: CGCAAGGCAATAGACCACTC	1	0.3	(ATCT)7	188-393	16	55	0.932 (0.005)	0.713 (0.064)	0.114	(0.033-0.219)
Mj0272# (KT264267)	F: VIC-GTTGCATTGGCACACTCCTC R: CAGCTGCACACTACGACAAG	2	0.3	(AGAT)7	209-336	8	15	-	-	-	-
Mj0283 (KT264268)	F: VIC-CCCTTAGAATAAGAACTCGGCTC R: TGTTGCGACATGCTTAGTCC	3	0.16	(AGAT)9	190-250	7	15	0.790 (0.012)	0.407 (0.082)	0.208	(0.001-0.318)

Genbank AN: Genbank Accession Number, MP: PCR multiplex, [Pp]: primer pair concentration, NA: number of alleles (for the 12 individuals used for the development and the 96 from 6 populations used for the characterization), mean and SE (standard deviation): over the populations, He: expected heterozygosity, Ho: observed Heterozygosity (in bold: significant departure from Hardy-Weinberg equilibrium over the populations) , *: sex-linked locus, #: null alleles in to high frequency, no estimations.

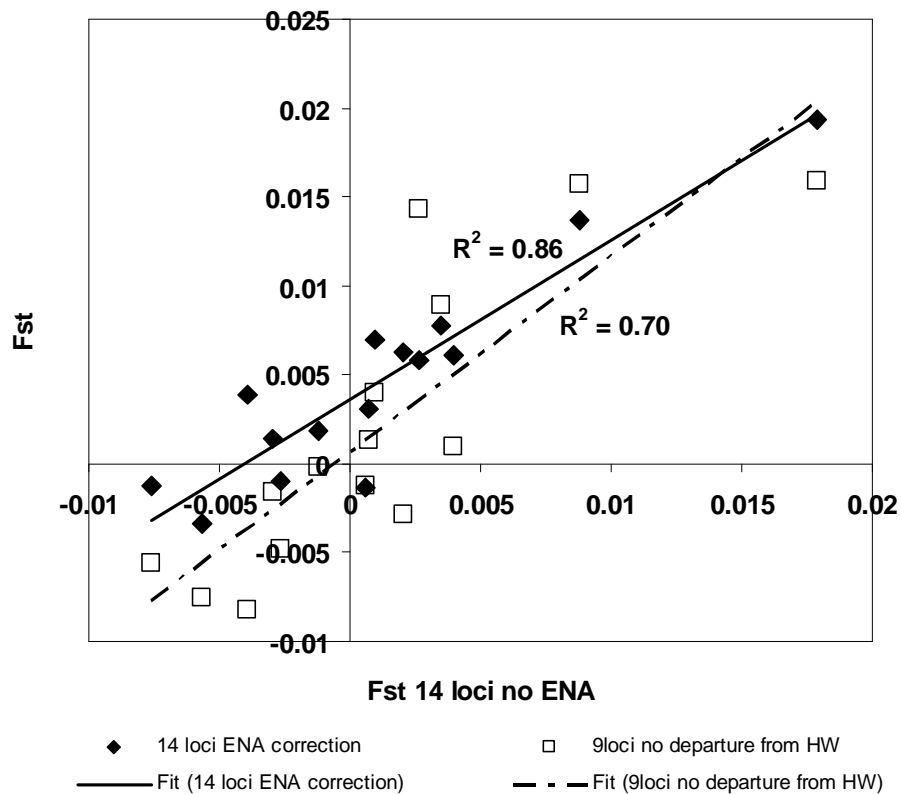


Figure 22: Correlation between pairwise F_{st} with 14 loci without ENA correction and F_{st} with 14 loci with ENA correction or F_{st} with the 9 loci with no significant departure from Hardy-Weinberg equilibrium over the 6 populations.

Tableau 4: Pairwise F_{st} (14 loci) estimated with FreeNA, with or without the ENA correction described in Chapuis and Estoup (2007) and for 9 loci (with no significant departure from Hardy-Weinberg equilibrium over the populations) for the six populations (from North-East to South-West: Lorraine (AI), Franche-Comte (FC), Burgundy (BO, CN), Midi-Pyrenees (TB), Aquitaine (BN)). The ENA correction method was found to efficiently correct for the positive bias induced by the presence of null alleles on F_{ST} estimation and provide accurate estimation of F_{ST} in presence of null alleles.

Fst: 14 loci not using ENA					
pop	Lorraine	Aquitaine	Bourgogne 1	Bourgogne 2	Franche-Comté
Aquitaine	0.000704				
Bourgogne 1	0.003995	0.000601			
Bourgogne 2	-0.005661	-0.002679	-0.001216		
Franche-Comté	0.000942	-0.003896	0.002051	-0.007594	
Midi-Pyrénées	0.002657	-0.002965	0.017868	0.003523	0.008818
Fst: 14 loci using ENA					
pop	Lorraine	Aquitaine	Bourgogne 1	Bourgogne 2	Franche-Comté
Aquitaine	0.003057				
Bourgogne 1	0.006097	-0.001331			
Bourgogne 2	-0.00341	-0.000961	0.001809		
Franche-Comté	0.006993	0.003866	0.006293	-0.001263	
Midi-Pyrénées	0.005858	0.001406	0.019374	0.007722	0.013653
Fst: 9 loci					
pop	Lorraine	Aquitaine	Bourgogne 1	Bourgogne 2	Franche-Comté
Aquitaine	0.001347				
Bourgogne 1	0.000941	-0.001282			
Bourgogne 2	-0.007556	-0.004825	-0.000196		
Franche-Comté	0.003943	-0.008219	-0.002836	-0.005615	
Midi-Pyrénées	0.014265	-0.001643	0.015859	0.015726	0.015726

Discussion

The 454 GS-FLX Titanium technology allowed the isolation of 15 polymorphic microsatellite loci in *M. jurtina*. The presence of many null alleles is recurrent when developing microsatellite in Lepidopteran (Nève and Meglécz 2000), even when a combination of biotin-enrichment protocol and 454 GS-FLX Titanium technology is used (Sinama et al. 2011). Here we had to discard only one locus that had too many null alleles to compute heterozygosity estimates. Seven other loci had a moderate frequency of null alleles. But the estimation of pairwise F_{ST} among the 6 populations seems rather insensitive to the presence of these null alleles: F_{ST} calculated after correction for the presence of null alleles were significantly correlated with non-corrected F_{ST} (Figure 22, similar result for F_{ST} calculated with the 9 loci which did not exhibit a significant departure from Hardy-Weinberg equilibrium), indicating that the 14 loci may be usable in population genetics.

Pairwise F_{ST} values were rather low (all below 0.02) meaning that isolation by distance is negligible at the scale of our study. The dispersal distance of *Maniola jurtina* is considered as rather low, in the magnitude of several hundred meters (Schneider et al. 2003). The very low F_{ST} values reported here might be due to either long distance dispersal underestimated until now, or to gene flow between regions by stepping stones. These two hypotheses are supported by contradictory evidences. The first one is supported by Schneider (2003) who showed that there was a positive linear relationship between dispersal distances and the scale of study sites. The second one is supported by Delattre (2010), who showed that dispersal events drastically decreased when suitable habitats were separated by more than 200 m. Using these new microsatellite markers within a landscape genetics framework will certainly shed light on this controversial issue.

Acknowledgments

Study landscape selection and sample collection were developed in collaboration with F. Archaux, I. van Halder, A. Ouin, and P. Roche. We thank L. Barbaro, I. Bilger, B. Castagneyrol, Y. Charbonnier, A. Charmeau, and F. Vetillard for their participation in the field work.

This project was supported by the LEVANA project financed by the French Ministry of Environment (program DIVA 3, contract 12-MBGD-DIVA-5-CVS-030).

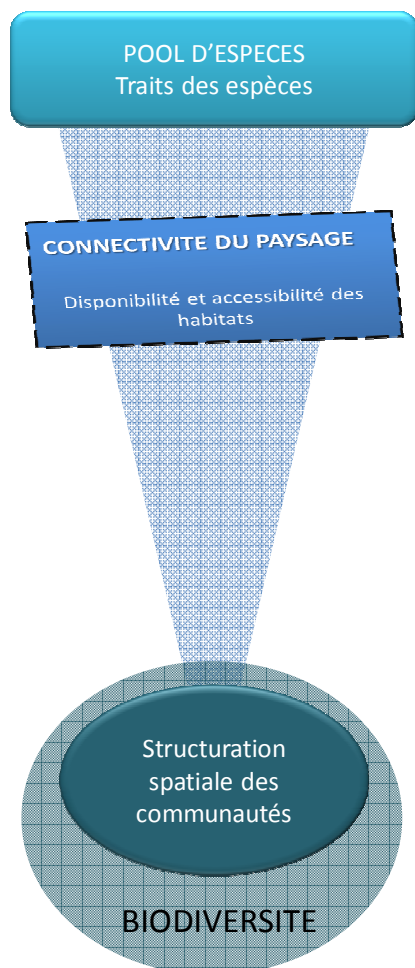
References

- Chapuis, M.-P., Estoup, A., 2007. Microsatellite Null Alleles and Estimation of Population Differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24, 621-631.
- Delattre, T., 2010. Influence of landscape structure and meteorological conditions on the dispersal behaviour of *Maniola jurtina* (Lepidoptera : Nymphalidae, L.) in a bocage agroecosystem. University of Rennes.
- Delattre, T., Baguette, M., Burel, F., Stevens, V.M., Quénol, H., Vernon, P., 2013. Interactive effects of landscape and weather on dispersal. *Oikos*, 1576–1585.
- EEA, 2013. The European Grassland Butterfly Indicator: 1990–2011, In European Environment Agency Technical report. p. 34.
- Nève, G., Meglécz, E., 2000. Microsatellite frequencies in different taxa. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 376-377.
- Peakall, R., Smouse, P.E., 2012. GenALEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28, 2537-2539.
- Rousset, F., 2008. genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8, 103-106.
- Schneider, C., 2003. The influence of spatial scale on quantifying insect dispersal: an analysis of butterfly data. *Ecological Entomology* 28, 252-256.
- Schneider, C., Dover, J., Fry, G.L.A., 2003. Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: the role of adult resources and size of the study area. *Ecological Entomology* 28, 219-227.
- Sinama, M., Dubut, V., Costedoat, C., Gilles, A., Junker, M., Malausa, T., Martin, J.F., Nève, G., Pech, N., Schmitt, T., Zimmermann, M., Meglécz, E., 2011. Challenges of microsatellite development in Lepidoptera: *Euphydryas aurinia* (Nymphalidae) as a case study. *European Journal of Entomology* 108, 261-266.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W.F., Wills, D.P.M., Shipley, P., 2004. MICRO-CHECKER: Software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes* 4, 535-538.

Partie I : La connectivité des habitats filtre les communautés observées localement



Préserver les papillons dans les paysages agricoles français : une mosaïque de prairies et de bois est plus efficace que la connectivité des habitats



Dans les paysages agricoles, les éléments herbacés sont souvent fragmentés et en partie composés d'éléments linéaires. La connectivité des prairies comme des éléments linéaires enherbés peuvent contribuer à la préservation de la biodiversité agricole mais leur influence respective a rarement été testée, c'est ce que nous proposons de faire dans cet article avec les papillons de jour comme groupe d'étude.

Nous avons échantillonné les communautés de papillons sur 286 transects (moitié en prairies, moitié en éléments linéaires : chemins agricoles ou bords de routes) répartis dans les 18 paysages d'étude sélectionnés pour le projet Levana. Nous avons analysé la réponse des communautés à la connectivité des éléments prairiaux et forestiers (potentielles sources de ressources additionnelles) en utilisant différents indices de connectivité qui reposent sur différentes hypothèses de fonctionnement des populations. La réponse globale des communautés a été évaluée à travers l'abondance, la richesse spécifique et un indice de rareté moyenne des espèces. Nous avons également séparé les espèces en fonction de leur capacité de dispersion et leur degré de spécialisation aux prairies de manière à mieux comprendre les mécanismes qui façonnent les assemblages de communautés.

Les résultats montrent que la réponse à la connectivité du paysage dépend de l'élément considéré (prairie vs élément linéaire) et des traits des espèces : la réponse est plus forte pour les espèces peu mobiles et spécialistes des prairies. La proportion de boisements augmente l'abondance, la richesse spécifique et l'indice de rareté des communautés dans les prairies, potentiellement *via* des mécanismes de complémentarité de ressources. Les éléments linéaires enherbés supportent des communautés moins abondantes (-50%), moins diverses (-26%) et de moindre enjeu de conservation que celles des prairies, et elles s'appauvrissent avec la distance à la plus proche prairie. Cette observation peut s'expliquer par l'analogie sources-puits ou île-continent entre prairie et élément linéaire.

Au-delà de la recherche du « meilleur » indice, utiliser divers indices de connectivité nous permet de dégager des hypothèses sur le fonctionnement des populations qui expliquent les patrons observés. Même si les éléments linéaires peuvent favoriser la dispersion des papillons et la conservation d'autres taxons en milieu agricole (pollinisateurs, plantes), ils ne sont pas suffisants pour préserver les espèces de papillons sédentaires et spécialistes. Conserver une mosaïque de prairies et de boisements de bonne qualité semble être une meilleure stratégie qu'augmenter la connectivité du paysage.

MOSAIC OF GRASSLANDS AND WOODLANDS IS MORE EFFECTIVE THAN HABITAT CONNECTIVITY TO CONSERVE BUTTERFLIES IN FRENCH FARMLAND

Anne Villemey^{1*}, Inge van Halder^{2,3}, Annie Ouin^{4,5}, Luc Barbaro^{2,3}, Julie Chenot^{2,3}, Pauline Tessier^{4,5}, François Calatayud^{5,4}, Hilaire Martin¹, Philip Roche⁶, Frédéric Archaux¹

1: Institut national de Recherche en Sciences et Techniques pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea), UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

2: INRA, UMR 1202 Biodiversity Genes and Communities, Laboratory of Forest Entomology and Biodiversity, 69 route d'Arcachon, 33612 Cestas, France

3: University of Bordeaux, UMR 1202 BIOGECO, Allée Geoffroy St-Hilaire, 33615 Pessac, France

4: University of Toulouse, INP-ENSAT, UMR DYNAFOR, BP 32607, 31326 Castanet Tolosan, France

5: INRA Toulouse, UMR DYNAFOR, Chemin de Borde Rouge, 31326 Castanet Tolosan, France

6: Institut national de Recherche en Sciences et Techniques pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea), UR EMAX, 3275 route de Cézanne, CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

* Corresponding author

Abstract

In agricultural landscapes, permanent grassy habitats are often fragmented and partly composed of linear elements. Landscape-level connectivity of both grassland patches and grassy linear elements actively contributes to biodiversity conservation in farmland. Nevertheless, their respective importance has rarely been tested. Butterflies form a suitable model group for this purpose; they have suffered a major overall decline in the last few decades and are known to be sensitive to landscape connectivity.

We sampled 286 transects nested in 18 study landscapes in three regions. Using several metrics, we analyzed the response of butterflies to the connectivity to both grassland and woodland habitats, which may provide additional resources. The response to landscape connectivity appears to depend on the type of the semi-natural elements (patch vs linear elements), and on species traits, i.e. the response is stronger for habitat specialists and species with low dispersal ability. We found that woody habitats close to grassland patches had a significant positive effect on butterfly communities, denoting potential mechanisms of resources supplementation and complementation. In grassy linear elements, butterfly communities were of lower conservation value, richness and abundance were much lower (-26 and -50%) than in grassland patches and decreased with isolation from grasslands, in line with the source-sink hypothesis.

Although grassy linear elements probably play an important role in butterfly dispersal in agricultural landscapes, they may not be sufficient to preserve specialist and sedentary species. Conserving a mosaic of high quality grassland patches and woody habitats appears more effective than enhancing connectivity.

Key-words: connectivity metrics, conservation value, dispersal ability, farmland, habitat specialization, landscape fragmentation, Lepidoptera.

Biological Conservation 191 (2015) 206–215



Contents lists available at ScienceDirect

Biological Conservation

journal homepage: www.elsevier.com/locate/bioco



Mosaic of grasslands and woodlands is more effective than habitat connectivity to conserve butterflies in French farmland



Anne Villemey^{a,*}, Inge van Halder^{b,c}, Annie Ouin^{d,e}, Luc Barbaro^{b,c}, Julie Chenot^{b,c}, Pauline Tessier^{d,e}, François Calatayud^{d,e}, Hilaire Martin^a, Philip Roche^f, Frédéric Archaux^a

Introduction

Semi-natural grasslands are crucial habitats for a wide range of insect and plant species in European farmlands (Luoto et al. 2003). Grassy linear elements including road verges, hedges, grass strips, field margins and forest edges are similar in some aspects to grassland patches. Although smaller than patches, grassy linear elements make up a significant percent of the herbaceous structures within intensively managed agricultural landscapes (Dover et al. 2000), but their significance for biodiversity conservation remains controversial (Ouin and Burel 2002). Intensification of management practices, pesticide use and the loss and fragmentation of semi-natural habitats in farmlands are major causes of recent declines in biodiversity (Fahrig 2003). Maintaining or improving habitat connectivity among both patches and linear elements have been suggested to help preserve farmland biodiversity, but the validity of this approach has rarely been explicitly tested (Donald and Evans 2006).

We analyzed the response of butterfly communities to landscape connectivity considering both grassland patches and grassy linear elements. Butterflies have suffered a major decline in recent decades (EEA 2013) and an extensive corpus of literature supports evidence for high butterfly sensitivity to landscape composition and configuration, including habitat connectivity (Öckinger et al. 2012a). Depending on the studies, grassland isolation had either a negligible (Binzenhöfer et al. 2005; Krämer et al. 2012) or a negative trait-dependent effect on local butterfly diversity, specialist and sedentary species suffering most (Brückmann et al. 2010; Ekroos et al. 2013). Apart from semi-natural grasslands, wooded areas are stable and relatively undisturbed habitat in the agricultural matrix; they provide nectar and host plant resources, particularly along their edges. Woodlands may also act as temporary refuges following agricultural operations. However, their effects on grassland butterfly diversity have rarely been investigated (but see Krämer et al. 2012; Marini et al. 2009; Öckinger et al. 2012b). Butterflies in grassy linear elements are less abundant and diverse (Weibull and Östman 2003), this may result from the limited carrying capacity of these elements and large edge effect. Linear elements communities are impoverished especially when located far from grassland patches, and specialist and sedentary species are the most affected (Ekroos et al. 2013; Öckinger and Smith 2007b). The main mechanisms at play appear to be: limited dispersal ability from grassland population sources, and lower survival rates in linear habitats (Öckinger and Smith 2007a).

Most studies to date have focused on high-conservation-value habitats such as calcareous grasslands (Binzenhöfer et al. 2005; Brückmann et al. 2010; Steffan-Dewenter and Tscharntke 2000) and have taken place in extremely fragmented agricultural landscapes with only a small percentage of remaining habitat (Ekroos et al. 2013; Öckinger and Smith 2007b; Pöyry et al. 2009). The respective effects of grassland patches and grassy linear elements on butterfly conservation have seldom been considered (but see Öckinger and Smith 2007b; Ouin and Burel 2002) and connectivity to woody habitats, potentially providing additional resources (shelter, nectar, host plants), has never been explicitly tested.

Despite an abundance of connectivity metrics (Kindlmann and Burel 2008), there is currently no consensus about which metrics are most appropriate to relate community responses to habitat fragmentation (Calabrese and Fagan 2004; Tischendorf and Fahrig 2000). The classical metrics mostly used are distance to the nearest suitable patch and proportion of habitat in the surroundings, while more complex metrics combine patch area and distance to other suitable patches; examples include Hanski's connectivity Index (Hanski 1994), circuit theory (McRae 2006) and graph-based metrics (Urban and Keitt 2001). Theory suggests that the proportion of habitat is a well-adapted connectivity metric when a large amount of suitable habitat occurs in the surroundings (Cozzi et al. 2008; Winfree et al. 2005). The distance to the nearest patch may be more appropriate in marked mainland-island

or source-sink situations (Soga and Koike 2013; Winfree et al. 2005). In the case where small patches of habitat are scattered throughout the landscape, connectivity metrics combining distances among habitats and their surfaces have positive effects on species richness and abundance (Brückmann et al. 2010). For small linear elements, connectivity metrics based on distance to larger habitats may be relevant. Landscape context is likely to be less influential in large semi-natural grassland patches because larger-sized populations should be less dependent on immigration from other sources (Rösch et al. 2013).

In this study, we investigated the importance of grassland and woodland connectivity on butterfly communities and tested the relative performance of different connectivity metrics. Our study design combined widespread mesophilic grasslands and common linear elements (road verges and grass strips) within moderately fragmented landscape matrices. We estimated species richness and abundance of all species as general descriptors of communities and, because abundant and diverse communities are not necessarily those of major conservation interest, we also computed an index of 'community conservation value' based on species rarity scores. In the same vein, we partitioned abundance and richness according to species dispersal ability and habitat specialization. These distinct analyses allowed us to improve our understanding of biological processes at play, and to devote a particular attention to grassland specialists and sedentary butterflies, species of main conservation concern currently declining in Europe (EEA 2013).

We hypothesized that (1) butterfly communities would be impoverished and of lower conservation value in grassy linear elements compared to grassland patches. (2) The best connectivity index explaining butterfly community indices in grassland patches would be the amount of surrounding semi-natural grasslands since our study patches were embedded in matrices where the grasslands were only moderately fragmented. (3) For grassy linear elements, which were sometimes highly isolated from population sources, we hypothesized that connectivity metrics including distance to grasslands would better suit the butterfly diversity patterns. (4) We expected an additional positive effect of connectivity to woody habitats. (5) We assumed that grassland specialists and species with low dispersal ability would be more strongly affected by landscape connectivity than would generalists and mobile species.

Methods

Study regions

Our study took place in three contrasting agricultural regions in France (Figure 23). The northernmost region, Burgundy, is dominated by annual crops (cereals oilseed and corn) and most of the grasslands are cow-grazed pastures (average of 1.1 livestock units per hectare, Agreste 2014). The second region, Aquitaine, is characterized by the importance of vineyards interspersed with woodland, grassland patches and crops; most of the grasslands are hay meadows mown once or twice a year (Agreste 2014). The southernmost region, the hills and valleys of Gascony, is a crop-livestock farming system with many small woods embedded in a heterogeneous mosaic of crops, grasslands and hedges. Half of the grasslands are hay meadows (mown once or twice a year, Agreste 2014), and half are cow-grazed pastures (1.1 livestock units per hectare, Agreste 2014).

Landscape sampling design

We used a landscape level sampling design with 18 study landscapes of 5 x 5 km located in the three regions (Aquitaine, Gascony and Burgundy), with six replicated landscapes per region. Within each study landscape, we estimated the grassland patch connectivity gradient and sampled butterfly communities in both grassland patches and grassy linear elements along this gradient.

We combined available national GIS data in order to obtain preliminary regional maps. Woody habitats (woodland patches, small woods and thick hedges), roads and other built-over surfaces were obtained from national maps (BDTOPO® 2011, National Geographic Institute, France). Grasslands, vineyards and annual crops were extracted from the 2011 national farmland survey RPG (Registre Parcellaire Graphique). In order to optimize the selection of six 5 x 5 km study landscapes within each region, we used a moving window (5 x 5 km) analysis of the preliminary regional GIS layer to identify study landscapes with similar land use composition. We considered the proportion of woodlands, grasslands and built-over areas. We made sure that similar amounts of grassland and woody habitat were included in the study landscapes in the three regions to reduce inter-regional landscape composition effects. Unfortunately, the available GIS layers provided only incomplete information on grassland locations, so we first selected our study landscapes based on the information we had, then corrected and completed the grassland cover maps by adding information from aerial photographs by digitalization and field observations. As a result, the amount of grassland varies slightly within and among regions (Table S2).

We estimated the gradient of grassland patch connectivity according to the graph theory (Urban and Keitt 2001) with Graphab software (Foltête et al. 2012). We designed a complete non-thresholded graph on a binary map (grassland/non grassland) with a four neighbor connectivity option. To calculate the delta metric dPC-Flux (Saura and Rubio 2010) for each grassland patch on this graph, we selected (1) an inverse exponential function with the Euclidian distance, (2) a decay rate assuming 5% of individuals dispersing at 500 m, and (3) a patch capacity proportional to patch area. Then, in order to obtain a continuous 10 x 10 m raster surface (Figure 23), individual patch connectivity values were interpolated to the rest of the landscape with the same inverse exponential function, considering patches up to 1000 m in the calculation of the metric at the pixel level.

Within each study landscape, we selected semi-natural grassland patches and grassy linear elements along the grassland patch connectivity gradient. We avoided selecting grassland patches and grassy linear elements less than 500 m from study landscape boundaries to limit border bias effect in our connectivity measurements (Figure 23, Koen et al. 2012). Half of the sampled grassy linear elements were road verges; the others were narrow herbaceous lanes farmers use to access their fields (hereafter called grass strips). On average, we surveyed eight grassland patches (5 to 10), four road verges (3 to 5) and four grass strips (3 to 5) per study landscape for a total sample size of 286 transects. In Aquitaine, all the sampled grasslands were hay meadows; in Gascony, most of them were hay meadows (36 out of 48); in Burgundy, most of them were pastures (36 out of 49). All grassy linear elements were mown.

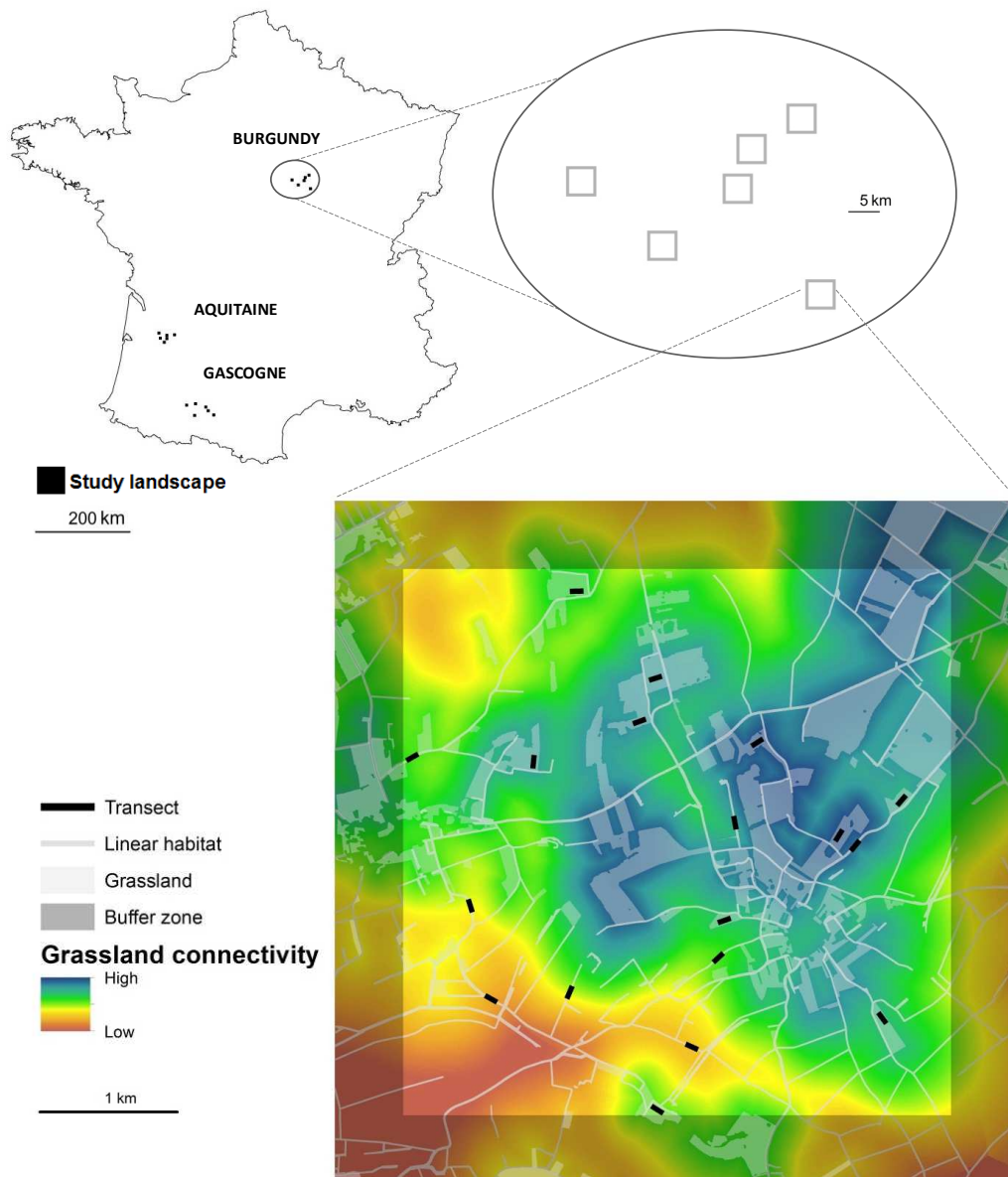


Figure 23: Sampling design. Three regions with six 5 x 5 km study landscapes per region. In each study landscape, transects were selected in grassland patches and grassy linear elements (road verges and grassy strips) along a gradient of grassland patch connectivity estimated from graph theory (for details see the main text).

Butterfly sampling

At each sampling location, one observer recorded butterflies (Rhopalocera) and burnet moths (Zygenidae) along a 5 x 100 m transect following a standardized transect count method (Pollard 1977; Pollard and Yates 1993). In semi-natural grassland patches, transects were placed more than 10 meters away from patch boundaries. For road verges, transects were placed along one side of the road, and in grassy strips, we located transects in the middle of the lane. We avoided sampling linear elements directly adjacent to biotopes such as grasslands, forests, hedges, set-aside fields and alfalfa, which could potentially act as population sources. In the rare cases where the width of the linear element was less than 5 m, only butterflies and burnet moths within the linear element were recorded. Each transect was surveyed three times in 2014 (the first visit between May and mid-June, the second between mid-June and mid-July, and the third between mid-July and the end of August).

Three surveys per transect did not allow us to reach species saturation but the accumulation curves were not biased by the variables under interest (see details in Appendix A4). Each survey lasted 10 minutes and took place under favorable weather conditions, following Pollard (1977).

As a proxy for nectar availability, we used the mean of the cover of all blooming flowers visually estimated at each visit within the 5 x 100 m surface (scale used: every 1% step below 10% and by 10% step above). Host plant diversity (species richness) was obtained by recording the presence of each plant species in one 1 x 50 m band per transect. Host plants were classified for the butterflies in the present study according to Lafranchis (2000). We excluded grasses from host plant species richness because grass-feeding butterflies are thought to be unspecific in their choice of host plant; preliminary tests (not shown) revealed that host plant diversity including grasses was a poorer predictor of butterfly diversity and abundance than host plant diversity excluding grasses. For the same reason (lower predictive value), we preferred host plants diversity (excluding grasses) to the cover of host plants (excluding grasses). We used mean vegetation height, estimated from five measurements along the transect at each visit, as a proxy of management intensity (Stewart et al. 2001). Because nitrogen deposition can have a detrimental effect on butterflies communities (Feest et al. 2014), as a surrogate for soil nutrient condition on each transect, we used the sum of the Ellenberg N indicator values (Ellenberg et al. 1992) of recorded plants weighted by their relative cover. In our analyses, we included these local quality indices due to their well-known influence on butterfly communities (Feest et al. 2014; Krämer et al. 2012; Pöyry et al. 2009; Pywell et al. 2004; Sjödin et al. 2008).

We pooled the butterfly data recorded during all three visits to calculate community indices. For each transect, abundance was the total of butterfly individuals recorded, species richness was the number of species detected and community conservation value was estimated by dividing the sum of species rarity scores by species richness. Rarity scores were computed from the occurrences of all butterfly species recorded in the French butterfly monitoring scheme 2005-2014 (Manil et al. 2015). For each species the rarity score was the number of sites where the species was not detected divided by the total number of sites surveyed, this ratio was then rescaled between 0 (common species) and 1 (rare species). Rarity scores of all species detected in this study are given in appendix S1. For abundance and species richness, we also performed analyses on communities partitioned according to species dispersal ability and habitat specialization, traits that are known to be related to local extinction and colonization processes (Ewers and Didham 2006). We separated the butterfly species into two groups depending on their dispersal ability (see Appendix S1 in Supporting Information). We classified a species as having a low dispersal ability (hereafter 'sedentary species', e.g. *Thymelicus acteon*, *Coenonympha pamphilus*) if its mean dispersal distance was lower than the median of all the species recorded in this study (i.e. 203.1 m). The other species were considered to have a high dispersal ability (hereafter 'mobile', e.g. *Colias crocea*, *Polyommatus icarus*). Mean dispersal distance for each species was obtained from Stevens et al. (2013) in which dispersal was inferred from a trait-based approach. We also distinguished grassland specialists (hereafter 'specialists', e.g. *Cyaniris semiargus*, *Melitaea phoebe*) from other species (hereafter 'generalists', e.g. *Pieris rapae*, *Maniola jurtina*, Appendix S1) following van Swaay et al. (2006) and, for burnet moths, Krämer et al. (2012) and Naumann et al. (1999).

Connectivity metrics

We corrected and updated our preliminary land use maps (see Landscape sampling design) with aerial photographs and field observations for each study landscape, then calculated a set of connectivity metrics for woody and grassy habitats.

Isolation effect refers to a combination of distance and habitat amount in the surrounding landscape, but within an appropriate scale and depending on habitat configuration, the proportion of habitat in a given radius can outweigh distance in predicting patch immigration rate and related ecological responses (meeting the habitat amount hypothesis, Fahrig 2013). Therefore, although the proportion of suitable habitats within a given distance can be more related to habitat availability than to connectivity, we included this simple measurement in our connectivity analyses. We estimated the amount of grasslands (including the grassland patches under study), woody habitats and grassy linear elements (road verges, grassy field margins and grassy strips) in radii of 100, 250 and 500 m around the sampled transect. We computed distance to the nearest habitat, Hanski's Connectivity Index ($\alpha=2, 4$ and 10) (Hanski 1994), a graph-based index (Urban and Keitt 2001), and a circuit theory index (McRae 2006) for both grasslands and woodlands. We did not calculate the metrics mentioned above (i.e. distance to the nearest, Hanski, graph and circuit theory indices) for grassy linear elements because the spatial characteristics of these features (very long and continuous with irregular shapes) make them inadequate.

We estimated Hanski's connectivity Index following:

$$CI_i = \sum_{j \neq i} e^{-\alpha d_{ij}} A_j^\beta$$

Where d_{ij} is the distance between patches i and j , and A_j is the area of patch j . The term α refers to the dispersal ability of species under study (dispersal (m) = $1000/\alpha$). To be concordant with the radii used to estimate the proportion of habitat, we calculated Hanski's index with $\alpha=2$ (dispersal 500 m), $\alpha=4$ (dispersal 250 m) and $\alpha=10$ (dispersal 100 m). As recommended in Moilanen and Nieminen (2002), we used $\beta=0.5$, scaling the area of the surrounding habitat patches.

The graph-based index for a given habitat (grassland or woodland) corresponded to the mean value of the continuous connectivity layer on the 5 x 100 m transect obtained with the method and the parametrizations described in "Landscape sampling design" part. Similarly, the circuit-theory-based index for the grassland or woodland habitats corresponded to the mean value of the continuous electric current surfaces on the 5 x 100 m transect. To estimate electric current surfaces, we created raster layers with a resolution of 25 m, where the pixel value was the proportion of the corresponding land use in the 25 x 25 m cell. Circuitscape software (McRae, 2006) was then used with conductance values corresponding to these proportions. To obtain an omnidirectional connectivity map instead of the classic patch-to-patch measures (inappropriate here), we followed the method proposed by Pelletier et al. (2014): current was passed across the study landscape in orthogonal directions (one tile with a buffer zone of 500 m) and the two resulting current maps were combined by multiplication. The correlations between the connectivity metrics used in this study are given in Appendix S2.

Statistical analyses

All the statistical analyses were performed with the R 3.0.2 (R Core Team 2013) software.

We first compared species richness, abundance and community conservation value in semi-natural grasslands and grassy linear elements with generalized mixed models with a Gaussian distribution (community conservation value) or with a Poisson error distribution and a log-link function (species

richness and abundance), where the fixed effect was the type of element under study (patch vs linear element), and nested random effects were region and study landscape (study landscape nested in region). In the abundance model, we also added transect (nested in study landscape) as a random factor to reduce over-dispersion (Harrison 2014).

Community responses in semi-natural grasslands and grassy linear elements were then studied separately in order to bring out potential contrasting trends. The response variables were the community conservation value and species richness and abundance of 1) all butterflies, 2) grassland specialists, 3) generalists, 4) sedentary, and 5) mobile species. The explanatory variables were: 1) grassland patch connectivity (9 metrics), 2) woodland connectivity (9 metrics), 3) grassy linear element connectivity (3 metrics), and 4) habitat quality (flower cover, host plant diversity, vegetation height and nutrients). In the models for grassy linear elements, linear element type (road verge vs grass strip) was added as an explanatory variable. All continuous explanatory variables were scaled and flower cover was log-transformed before scaling to improve linearity. Response variables were analyzed using generalized mixed models with a Gaussian distribution (community conservation value) or with a Poisson error distribution and a log-link function (species richness and abundance). We included region and study landscape as nested random factors (study landscape nested in region) in all the models; in the abundance models, we also added transect (nested in study landscape) as a random factor to reduce over-dispersion (Harrison 2014).

We determined the best model for each response variable by sequentially adding explanatory variables to the null model with the random effects structure. We continued this stepwise procedure until the next variable to be added failed to reduce the Akaike Information Criterion (AIC) by 2 points. If a connectivity variable for a given habitat type (grassland, woody habitat or grassy linear element) was retained in a step, all other connectivity metrics estimated for the same habitat were removed from subsequent steps because of collinearity issues (Appendix S2). In addition, before model selection, we checked that there was no problem of collinearity among the explanatory variables (i.e. correlation <0.6 ; see correlation tables, Appendix S2). We estimated the marginal coefficient of determination for generalized mixed-effect models with the Nakagawa & Schielzeth's R^2 (Nakagawa and Schielzeth 2013).

Results

We recorded a total of 6,624 individuals of 78 butterfly species (including 5 burnet moth species, Appendix S1). Mean community conservation value, species richness and abundance were significantly higher in grassland patches than in linear elements (community conservation value: 0.57 vs 0.53, $p < 0.05$, species richness: +34%, 8.2 vs 6.1 species $p < 0.001$, abundance: +98%, 25.0 vs 12.6 individuals $p < 0.001$). Grassland specialists accounted for a higher percentage of species richness in grassland patches than in grassy linear elements (32 vs 24%, $p < 0.001$). Sedentary species were also proportionally more numerous in grassland patches than in grassy linear elements (65 vs 58%, $p < 0.001$).

Vegetation height and flower cover were lower in linear elements than in grassland patches (22 vs 25 cm and 3.1 vs 4.8% respectively, see Appendix S3), nutrient index was higher (4.7 vs 3.7, Appendix S3) and host plant diversity was higher (9.8 vs 8.5, Appendix S3).

Partie I : La connectivité des habitats filtre les communautés observées localement

Tableau 5: The best generalized linear mixed-effects models (lowest AIC) fitting the effects of landscape connectivity and habitat quality on community conservation value, species richness and abundance of all butterfly species, specialist, generalist, sedentary, and mobile species in (1) semi-natural grassland patches and (2) grassy linear elements. For each model, effects, significance levels of the variables retained (connectivity metrics are identified), AIC, AIC of the null model, marginal and conditional R² are displayed.

	Grassland connect. ^a	Wood. connect. ^a	Linear connect. ^b	elements	Host diversity	plant	Flower cover	Veg. height	Nutrient	Road vs gr. strip	AIC	AIC null	Rm ²	Rc ²
(1) Grassland patches														
Conservation value	ns	%250m: 0.04*	ns		ns		0.06*	ns	ns	not tested	-210.2	-183.4	0.257	0.52
Species richness														
Total	ns	%250m: 0.11***	%100m: -0.07*		ns		0.21***	ns	ns	not tested	671.8	727.4	0.386	0.39
Specialists	ns	hski α=2: 0.15**	%100m: -0.16**		ns		0.26***	ns	-0.13*	not tested	505.0	542.6	0.337	0.42
Generalists	ns	%250m: 0.11**	ns		ns		0.16***	ns	ns	not tested	586.5	610.4	0.194	0.35
Sedentary species	ns	hski α=4: 0.13**	ns		ns		0.22***	ns	ns	not tested	573.2	594.3	0.273	0.27
Mobile species	ns	%250m: 0.14**	ns		ns		0.21***	-0.17**	ns	not tested	503.4	522.7	0.173	0.17
Abundance														
Total	hski α=10: 0.12*	%250m: 0.22***	ns		0.12*		0.24***	0.14**	ns	not tested	1188.4	1244.0	0.441	0.52
Specialists	ns	%100m: 0.22**	ns		0.21*		0.38***	0.33***	ns	not tested	963.4	1010.1	0.4	0.53
Generalists	ns	%250m: 0.20***	ns		ns		0.27***	ns	ns	not tested	1050.4	1179.8	0.227	0.45
Sedentary species	ns	%100m: 0.21***	ns		0.18**		ns	0.26***	ns	not tested	1140.2	1180.0	0.302	0.34
Mobile species	near dist: 0.12*	ns	ns		ns		0.49***	-0.29***	ns	not tested	734.5	787.6	0.345	0.35
(2) Grassy linear elements														
Conservation value	near dist: -0.04 (*)	ns	ns		ns		ns	ns	ns	ns	-176.1	-173.6	0.078	0.24
Species richness														
Total	near dist: -0.09*	ns	ns		ns		0.14***	0.10**	ns	ns	635.5	638.7	0.209	0.21
Specialists	near dist: -0.35***	ns	ns		0.20**		ns	ns	ns	ns	406.4	421.3	0.168	0.17
Generalists	ns	ns	ns		ns		0.15***	0.01*	ns	ns	583.6	599.7	0.132	0.15
Sedentary species	near dist: -0.12*	ns	ns		ns		0.13**	0.16***	ns	ns	527.9	551.9	0.189	0.19
Mobile species	ns	ns	ns		ns		0.14**	ns	ns	ns	486.8	491.5	0.051	0.05
Abundance														
Total	near dist: -0.16***	ns	%500m: -0.12*		0.14**		0.24***	0.11**	ns	ns	953.9	1004.0	0.367	0.42
Specialists	near dist: -0.58***	ns	ns		0.44**		0.28**	0.25**	ns	ns	734.7	784.0	0.366	0.39
Generalists	ns	ns	ns		ns		0.25***	ns	ns	ns	850.0	876.3	0.178	0.28
Sedentary species	near dist: -0.33***	ns	%500m: -0.18*		0.21***		0.30***	0.23***	ns	ns	870.1	937.4	0.45	0.5
Mobile species	ns	ns	ns		ns		0.23***	ns	ns	ns	717.2	729.0	0.087	0.27

^a Connectivity metrics tested: habitat cover in 100, 250 and 500 m radii, Hanski Connectivity Index with α=2, 4 and 10, distance to the nearest patch, dPC-flux (graph-theory based, details in the main text), electric current (circuit-theory based, details in the main text).

^b Connectivity metrics tested: habitat cover in 100, 250, and 500 m radii.

Rm², Rc²: Marginal and conditional coefficients of determination for generalized mixed-effect models (Nakagawa and Schielzeth 2013).

Significance levels: ns=p>0.1, (*) p<0.1, * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001.

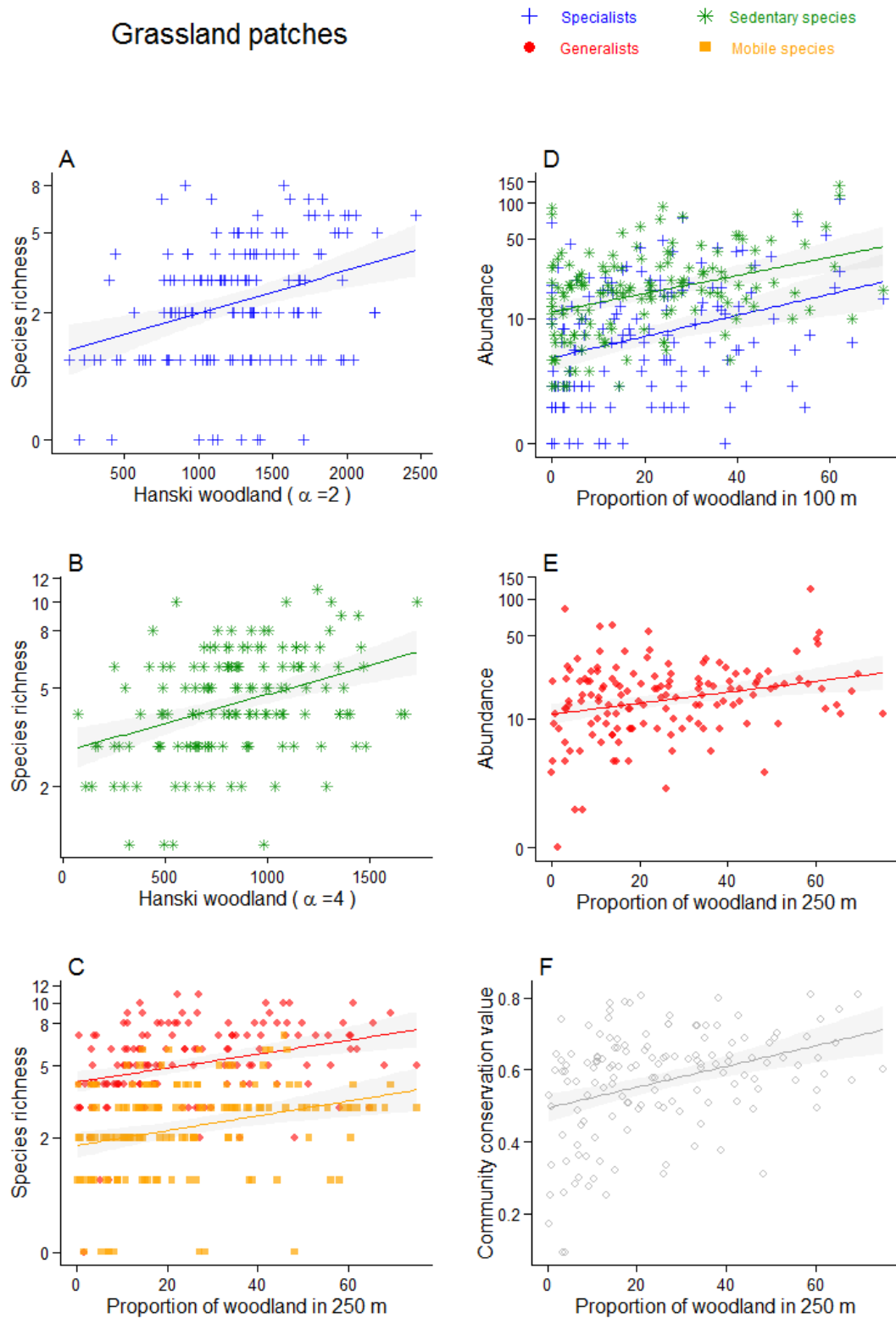


Figure 24: Effects of woodland on butterflies in semi-natural grassland patches. (A) Species richness of specialists with Hanski index ($\alpha = 2$), (B) species richness of sedentary with Hanski index ($\alpha=4$), (C) species richness of generalist and mobile species with the proportion of woodland in 250 m, (D) abundance of sedentary and specialist butterflies with the proportion of woodland in 100m, (E) abundance of generalist butterflies with the proportion of woodland in 250m and (F) community conservation value with the proportion of woodland in 250m. In graphs A–B–C–D–E, the x scale is log transformed, plain lines are given for illustrative purposes, refer to Tableau 4 for model coefficients.

In both grassland patches and grassy linear elements, butterfly responses to landscape connectivity were stronger (steeper slopes, Tableau 5) for specialists and sedentary species than for generalists and mobile species. The best models also explained a greater part of the variance for specialists and sedentary species than for generalists and mobile species (marginal R^2 , Tableau 5).

In semi-natural grassland patches, metrics of connectivity to other grassland patches were rarely selected, whereas community conservation value as well as species richness and abundance of all groups (except mobile butterflies abundance) were positively influenced by woody habitat (Tableau 5, Figure 24). Depending on the response variable, the best predictor was either woody habitat cover (in 100 or 250 m) or Hanski index ($\alpha=2$ or $\alpha=4$, Tableau 5, Figure 24). An increase in woody habitat cover from 0 to 20% enhanced total species richness by 13% (from 7.4 species (sd=0.56) to 8.5 species (sd=0.45)) and abundance by 16% (from 20.7 (sd=3.9) to 23.9 (sd=2.7) individuals). Moreover, a negative effect of grassy linear element cover was detected for total species richness. This effect was driven by the response of specialist species (Tableau 5).

For grassy linear elements, distance to the nearest grassland patch was selected most of the time in the best models whereas connectivity to woody habitats was never retained (Tableau 5). Isolation from grassland decreased community conservation value, total abundance and richness, mostly due to the response of specialist and sedentary species (Figure 25A-B). As an example, moving from 50 to 150 m from the nearest grassland reduced the abundance of specialist species in the grassy linear element by 31% (from 4.0 (sd= 0.64) to 2.7(sd= 0.38) butterflies per transect). Grassy linear elements cover in a 500 m radius decreased sedentary species abundance (Tableau 5).

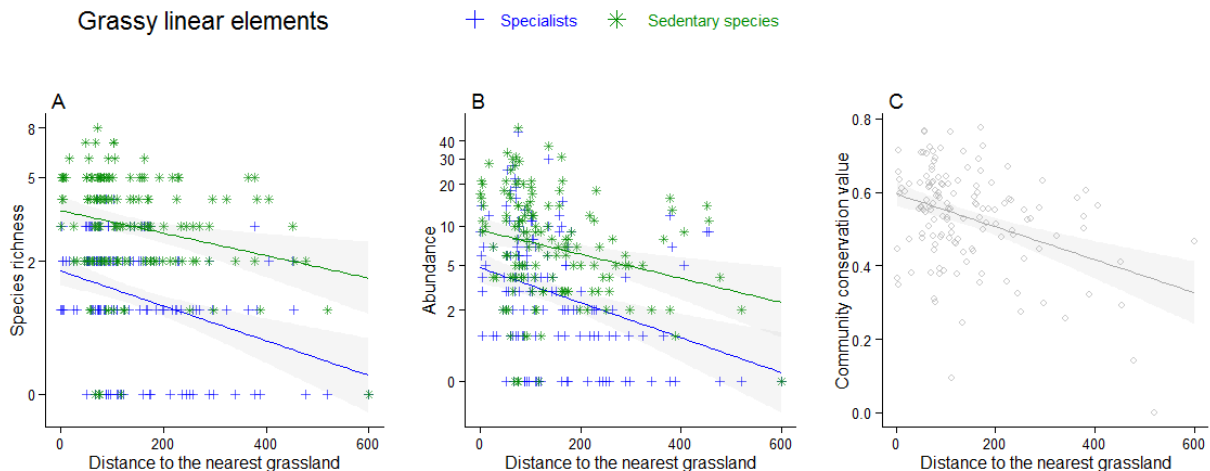


Figure 25 : Effects of the distance to the nearest grassland patch on butterflies in grassy linear element. (A) Species richness of specialist and sedentary species, (B) abundance of specialist and sedentary species and (C) community conservation value. In graphs A–B, the x scale is log transformed, plain lines are given for illustrative purposes, refer to Tableau 4 for model coefficients.

Discussion

Our study demonstrates the importance of connectivity among semi-natural habitats for the conservation value, species richness and abundance of butterfly communities. We found that the strength of landscape effects was trait-dependent and that the best connectivity metrics differed depending on the landscape element under interest (i.e. patch or linear element).

We validated most of our hypotheses, namely: (a) linear elements contained butterfly communities with less species and of lower conservation value in comparison to grassland patches (hyp. 1), (b) these differences increased with the distance to the nearest grassland patch (hyp. 3). (c) We found a positive effect of woody habitats on communities in grassland patches (hyp. 4). (d) The negative effect of isolation was stronger for specialists and species with low dispersal ability than for generalist and mobile butterflies (hyp. 5). But contrary to our expectation, (e) connectivity to other grassland patches only had a weak positive effect on butterflies in grassland patches (hyp. 2), whereas connectivity to woodland was a good predictor of butterfly abundance, diversity and conservation value in grassland patches (hyp. 4).

Connectivity metrics

Previous studies on butterflies either used habitat density in the vicinity (Bergman et al. 2008; Öckinger et al. 2009a), Hanski connectivity Index (Öckinger et al. 2012b; Pöyry et al. 2009) or distance to the nearest patch (Ekroos et al. 2013; Öckinger and Smith 2007b; Soga and Koike 2013). Some attempted to use different metrics but finally selected just one of them because of multi-collinearity (Krauss et al. 2003). Very few studies compared the respective value of these metrics (but see Brückmann et al. 2010). In our study, we found that the best connectivity metrics linking butterfly response to fragmentation differed according to habitat type under investigation (patch vs linear element) and species traits. In the case of grassland patches, cover and Hanski index of woody habitat were the most relevant landscape metrics (see results for alternative metrics in Table S1), whereas in the case of linear elements, which can be quite isolated from population sources, the distance to the nearest grassland always outperformed other metrics (Table S1).

Functional indices like graph- and circuit-theory metrics are intellectually seductive, can be well-suited for species-specific studies and have been promoted (Kindlmann and Burel 2008). In our community-level study, the graph-based metric had sometimes a predictive power similar to the best metrics (Table S1). The circuit-theory metric was a poorer estimator, perhaps because this index is more related to the importance a given element has in landscape network connectivity than to the focal element's degree of isolation from other habitat patches.

Future studies on landscape fragmentation should use multiple connectivity metrics since, even if they are correlated, each metric relies on different theoretic assumptions which can enhance our understanding of population/community functioning.

Limited effect of grassland connectivity for semi-natural grassland patches

We only found a weak positive effect of grassland proximity on butterfly abundance in grassland patches, and grassland connectivity indices were never retained in species richness models. Previous studies demonstrated a limited (Binzenhöfer et al. 2005; Krämer et al. 2012; Krauss et al. 2003) or positive effects (Brückmann et al. 2010; Öckinger et al. 2012a; Pöyry et al. 2009) of grassland connectivity. This apparent discrepancy may stem from differences in the amount of suitable habitat in the different studies. Our result is logical when semi-natural grassland patches are large enough to fulfill most of the population's requirements (Öckinger et al. 2009b). The same pattern can appear

when species are not limited by the availability of suitable grasslands at the landscape level, and/or grassland connectivity is high enough that even the most isolated grassland patches are not functionally isolated from the other ones. The studies that detected a significant effect were conducted in highly fragmented contexts with less than a few percent of remaining habitat in the landscape (0.01% to 2.2% in Brückmann et al. 2010; 0.09 to 3.05% in Pöyry et al. 2009). In our case, the mean amount of grassland was far higher (on average 17%). This suggests that species were not limited by grassland connectivity in our study sites.

Butterflies in grassland patches benefit from woody habitats

We found a positive effect of woodland on abundance, diversity and conservation value of butterfly communities within grassland patches. This effect was even found on abundance and species richness of grassland specialists. A similar result had already been reported for moths, species with a high proportion feeding on trees or shrubs (Boutin et al. 2011; Merckx et al. 2010), but few studies have investigated the landscape effect of woody habitats on Rhopalocera diversity (but see Krämer et al. 2012; Marini et al. 2009; Öckinger et al. 2012b). Moreover, it has been shown that open habitat specialists perceive forest as a dispersal barrier (Kallioniemi et al. 2014), even if forest edges can be used as corridors (Dover and Fry 2001).

At a local scale, individuals can take advantage of woody habitats to shelter: most butterfly species avoid open areas when wind speed increases (Dover et al. 1997). Shelter from wind can dramatically raise air temperatures during fresh windy conditions, whereas shadow can be beneficial when temperatures are too high (van Halder et al. 2011 and personal observations). Butterfly species richness increases with increasing proportions of shrubs and trees in pastures (Bergman et al. 2004), possibly due to local resource supplementation and complementation processes. Wooded habitats surrounding semi-natural grasslands may also create buffer zones against detrimental agricultural practices like spraying pesticides and fertilizers.

At the landscape scale, woodland patches can provide additional herbaceous micro-habitats such as edges, tracks, glades, openings or very open stands. These peripheral and intra-woodland grassy habitats are less often disturbed than grassy linear and patchy habitats within the agricultural matrix (no, or less frequent, ploughing, mowing, hay removal, fertilizer and pesticide use), they offer critical resources after mowing and might act as refuges (Marini et al. 2009) by functional spillover from recently-disturbed adjacent farmland (Blitzer et al. 2012). For grassland specialist butterflies, woodland edges may be the most important part of woodland patches as these ecotones contain grassland plant species and provide buffered micro-climatic conditions.

Butterflies in grassy linear elements depend on the distance to semi-natural habitats

Butterfly communities in grassy linear elements contained impoverished faunas and of lower conservation value in comparison to grassland patches. Uncultivated linear elements such as road verges and grassy margins are less likely to support viable populations of butterfly species or to offer resources that can meet multiple species needs (host and nectar plant abundance, diversity of microhabitats and microclimatic conditions). They are also more prone to stochastic events. In addition, semi-natural grasslands and grassy linear elements can differ in quality due to distinct management practices, vegetation composition and microclimatic conditions. In our study, host plant diversity was higher in grassy linear elements than in grassland patches, but flower cover - a proxy for nectar availability - was 55% lower, vegetation height was lower (higher management intensity) and nutrient level was higher. Moreover, the grassy linear elements we sampled consisted in open road

verges and grassy margins with no shrubs or trees, whereas the grassland patches were often surrounded by woods or hedgerows, which have been shown to be beneficial for butterflies (Dover et al. 1997). Linear elements are more affected by spraying pesticides and fertilizers due to edge effects than are grassland patches; this hypothesis is supported by studies which found higher butterfly densities in field boundaries surrounded by organic farming than in conventional contexts (Rundlöf et al. 2008). Even if grassy linear elements carry a lower butterfly diversity than grassland patches, they may still play a functional role in the dispersal of some species (Delattre et al. 2013) or offer temporary resources (shelter, nectar).

We detected a positive effect of grassland patch connectivity on butterfly diversity and abundance in grassy linear elements but not in grassland patches. This result supports the view that linear elements rely more on immigration from other population sources than do patches (Brückmann et al. 2010; Öckinger and Smith 2007b). Our findings can suggest that a source-sink or an island-mainland process is operating between grassland patches and grassy linear elements. A mark-recapture experiment performed by Öckinger and Smith (2007a) demonstrated that for two out of the three species studied, survival rates were lower in linear elements than in pastures, and that more individuals dispersed from pastures to linear elements than the reverse. This process may also explain the negative effect we found of the proportion of linear elements on grassland specialist richness and sedentary species abundance, also reported in Sjödin et al. (2008).

Trait-dependent responses

Habitat fragmentation impacted species differently depending on their dispersal ability and habitat specialization. Our results consolidated those of previous studies which demonstrated that habitat fragmentation was most detrimental to butterflies with low dispersal ability and/or specialist species (Brückmann et al. 2010; Ekroos et al. 2013; Öckinger et al. 2012a). Linear elements contained not only fewer species but also hosted a different species composition than large patches - there were lower proportions of sedentary species and grassland specialists - and this difference increased with isolation from grasslands. This trait-mediated response to connectivity is in accordance with Ekroos et al. (2013) who found that sedentary and grassland specialist species in linear elements – but neither generalist nor mobile species – decrease in abundance with increasing distance from the source population.

Habitat generalists and mobile species can take advantage of resources throughout the matrix and move between distant habitats; they can therefore better withstand habitat fragmentation in agricultural landscapes. Thus, fragmentation results in a loss of more sensitive species and a simplification of insect communities (Ekroos et al. 2010). This overall biotic homogenization (McKinney and Lockwood 1999) is detrimental to both species conservation and ecosystem functions.

Study limitations

In this study, we investigated the impact of habitat loss and fragmentation on butterfly communities using spatial patterns as a proxy for these temporal processes. Thus, our results have to be considered with caution and long term monitoring schemes will provide information to control our findings. Similarly, we made assumptions about the mechanisms underlying the patterns we observed (i.e. source-sink, spillover), but further studies, including survival at all life stages and adult dispersal over several years, are required to verify these hypotheses.

Conclusion

Even in moderately fragmented agricultural landscapes, connectivity among semi-natural habitats had a positive impact on butterfly communities conservation value, diversity and abundance. However, it seems that the mechanisms underlying butterfly responses to landscape connectivity differ between grassland patches and grassy linear elements. An increase from 0 to 20% in woodland cover in the immediate surroundings of semi-natural grasslands enhanced butterfly richness by 13% and abundance by 16%. In addition to the specific biodiversity woodland habitats carry (forest plants, birds, beetles...), they may act as refuges, offer complementary and supplementary resources or buffer against detrimental agricultural practices, even for open-habitat butterfly specialists. Grassland patches function as population sources, increasing butterfly diversity and density in their surroundings, for example, in grassy linear elements. The stronger connectivity effects on butterflies with strict habitat requirements and species with low dispersal ability show how important immigration is for their long-term survival in both linear and patchy elements.

Re-creating small uncultivated features, such as grassy field margins and fallow strips, and improving existing ones have been suggested as agri-environment solutions to counteract the biodiversity loss intensive agricultural landscapes (Donald and Evans 2006). In 90% of sampled linear elements, we found that grassland specialists, species of conservation concern in Europe (EEA 2013), represented 3 species and 12 individuals, whereas in 90% of grassland patches we sampled, they comprised more than 5 species and 29 individuals. While grassy strips may play an important role in the diversity of many taxa in agricultural areas (Concepción et al. 2012) and enhance butterfly dispersal (Delattre et al. 2013), linear elements will not be able to preserve specialist and less mobile butterflies. Linear landscape elements cannot be considered as an alternative habitat for these species and enhancing agricultural landscape connectivity with linear features will have a limited impact; preserving remaining patchy habitats is therefore crucial. Remnant semi-natural grasslands are declining in surface area and quality, because they play such a crucial role in maintaining farmland biodiversity, their management and conservation need to be designed with caution.

In practice, our study emphasizes that conservation actions must be devoted to preserve or re-create mosaic areas with semi-natural grasslands interspersed with woody habitats. Even if local quality was not the main focus of this study, we also found a strong positive effect of local characteristics on butterflies. Reducing mowing frequency and grazing intensity, favoring the conversion of pasture to low-input hay meadow will improve host plant species richness, flower cover and reduce nutrients levels, which have a positive impact on butterfly communities (Kuussaari et al. 2007; Pywell et al. 2004).

Acknowledgements

None of the authors have a conflict of interest. Landscape study design and protocols were developed in collaboration with M-L. Benot, R. Chevalier, E. Corcket, and I. Lahlou. We warmly thank A. Chemin, J. Dudit, G. Lamontagne, B. Lamouroux, M. Tessier, R. Rudelle, J. Willm for their participation in field work, the farmers who allowed us to access their grasslands, and Y. Paillet for his relevant comments and help with statistical analyses. We thank V. Moore for thorough language corrections on the first draft of the manuscript. This study was supported by the LEVANA project, financed by the French Ministry of the Environment (program DIVA 3, contract 12-MBGD-DIVA-5-CVS-030).

References

- Agreste, 2014. La statistique, l'évaluation et la prospective agricole (<http://agreste.agriculture.gouv.fr/>, accessed 11/2014)
- Bergman, K.-O., Ask, L., Askling, J., Ignell, H., Wahlman, H., Milberg, P., 2008. Importance of boreal grasslands in Sweden for butterfly diversity and effects of local and landscape habitat factors. *Biodiversity and Conservation* 17, 139-153.
- Bergman, K.-O., Askling, J., Ekberg, O., Ignell, H., Wahlman, H., Milberg, P., 2004. Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* 27, 619-628.
- Binzenhöfer, B., Schröder, B., Strauss, B., Biedermann, R., Settele, J., 2005. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – The example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. *Biological Conservation* 126, 247-259.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A., Tscharrntke, T., 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 146, 34-43.
- Boutin, C., Baril, A., McCabe, S.K., Martin, P.A., Guy, M., 2011. The Value of Woody Hedgerows for Moth Diversity on Organic and Conventional Farms. *Environmental Entomology* 40, 560-569.
- Brückmann, S.V., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., 2010. Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47, 799-809.
- Calabrese, J.M., Fagan, W.F., 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2, 529-536.
- Concepción, E.D., Fernández-González, F., Díaz, M., 2012. Plant diversity partitioning in Mediterranean croplands: effects of farming intensity, field edge, and landscape context. *Ecological Applications* 22, 972-981.
- Cozzi, G., Müller, C., Krauss, J., 2008. How do local habitat management and landscape structure at different spatial scales affect fritillary butterfly distribution on fragmented wetlands? *Landscape Ecology* 23, 269-283.
- Delattre, T., Vernon, P., Burel, F., 2013. An agri-environmental scheme enhances butterfly dispersal in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, 102-109.
- Donald, P.F., Evans, A.D., 2006. Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes. *Journal of Applied Ecology* 43, 209-218.
- Dover, J., Sparks, T., Clarke, S., Gobbett, K., Glossop, S., 2000. Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 80, 227-242.
- Dover, J.W., Fry, G.L.A., 2001. Experimental simulation of some visual and physical components of a hedge and the effects on butterfly behaviour in an agricultural landscape. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100, 221-233.
- Dover, J.W., Sparks, T.H., Greatorex-Davies, J.N., 1997. The importance of shelter for butterflies in open landscapes. *Journal of Insect Conservation* 1, 89-97.
- EEA, 2013. The European Grassland Butterfly Indicator: 1990–2011, In European Environment Agency Technical report. p. 34.
- Ekroos, J., Heliölä, J., Kuussaari, M., 2010. Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47, 459-467.
- Ekroos, J., Rundlöf, M., Smith, H., 2013. Trait-dependent responses of flower-visiting insects to distance to semi-natural grasslands and landscape heterogeneity. *Landscape Ecology* 28, 1283-1292.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, 1-248.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81, 117-142.
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 487-515.
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40, 1649-1663.
- Feest, A., van Swaay, C., van Hinsberg, A., 2014. Nitrogen deposition and the reduction of butterfly biodiversity quality in the Netherlands. *Ecological Indicators* 39, 115-119.
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., Vuidel, G., 2012. A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling and Software* 38, 316-327.
- Hanski, I., 1994. A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63, 151-162.
- Harrison, X.A., 2014. Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. *PeerJ* 2, e616.
- Kallioniemi, E., Zannese, A., Tinker, J.E., Franco, A.M.A., 2014. Inter- and intra-specific differences in butterfly behaviour at boundaries. *Insect Conservation and Diversity* 7, 232-240.
- Kindlmann, P., Burel, F., 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology* 23, 879-890.
- Koen, E.L., Bowman, J., Walpole, A.A., 2012. The effect of cost surface parameterization on landscape resistance estimates. *Molecular Ecology Resources* 12, 686-696.
- Krämer, B., Poniatowski, D., Fartmann, T., 2012. Effects of landscape and habitat quality on butterfly communities in pre-alpine calcareous grasslands. *Biological Conservation* 152, 253-261.
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., Tscharrntke, T., 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* 30, 889-900.

- Kuussaari, M., Heliölä, J., Luoto, M., Pöry, J., 2007. Determinants of local species richness of diurnal Lepidoptera in boreal agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 122, 366-376.
- Lafranchis, T., 2000. Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles. *Biotope*
- Luoto, M., Rekolainen, S., Aakkula, J., Pykälä, J., 2003. Loss of Plant Species Richness and Habitat Connectivity in Grasslands Associated with Agricultural Change in Finland. *AMBIO* 32, 447-452.
- Manil, L., Lerch, A., Fontaine, B., Julliard, R., 2015. Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF) - Bilan 2005-2014, pp. 1-82.
- Marini, L., Fontana, P., Battisti, A., Gaston, K.J., 2009. Agricultural management, vegetation traits and landscape drive orthopteran and butterfly diversity in a grassland-forest mosaic: a multi-scale approach. *Insect Conservation and Diversity* 2, 213-220.
- McKinney, M.L., Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 450-453.
- McRae, B.H., 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60, 1551-1561.
- Merckx, T., Feber, R.E., McLaughlan, C., Bourn, N.A.D., Parsons, M.S., Townsend, M.C., Riordan, P., Macdonald, D.W., 2010. Shelter benefits less mobile moth species: The field-scale effect of hedgerow trees. *Agriculture Ecosystems and Environment* 138, 147-151.
- Moilanen, A., Nieminen, M., 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83, 1131-1145.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 133-142.
- Naumann, C.M., Tarmann, G.M., Tremewan, W.G., 1999. The Western Palearctic Zygaenidae (Lepidoptera). Apollo Books.
- Öckinger, E., Bergman, K.-O., Franzén, M., Kadlec, T., Krauss, J., Kuussaari, M., Pöry, J., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Bommarco, R., 2012a. The landscape matrix modifies the effect of habitat fragmentation in grassland butterflies. *Landscape Ecology* 27, 121-131.
- Öckinger, E., Dannestam, Å., Smith, H.G., 2009a. The importance of fragmentation and habitat quality of urban grasslands for butterfly diversity. *Landscape and Urban Planning* 93, 31-37.
- Öckinger, E., Franzén, M., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2009b. Mobility-dependent effects on species richness in fragmented landscapes. *Basic and Applied Ecology* 10, 573-578.
- Öckinger, E., Lindborg, R., Sjödin, N.E., Bommarco, R., 2012b. Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments. *Ecography* 35, 259-267.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007a. Asymmetric dispersal and survival indicate population sources for grassland butterflies in agricultural landscapes. *Ecography* 30, 288-298.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007b. Semi-Natural Grasslands as Population Sources for Pollinating Insects in Agricultural Landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44, 50-59.
- Ouin, A., Burel, F., 2002. Influence of herbaceous elements on butterfly diversity in hedgerow agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment* 93, 45-53.
- Pelletier, D., Clark, M., Anderson, M.G., Rayfield, B., Wulder, M.A., Cardille, J.A., 2014. Applying Circuit Theory for Corridor Expansion and Management at Regional Scales: Tiling, Pinch Points, and Omnidirectional Connectivity. *PLoS one* 9, e84135.
- Pollard, E., 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biological Conservation* 12, 115-134.
- Pollard, E., Yates, T.J., 1993. *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation: The British Butterfly Monitoring Scheme*. Chapman & Hall, London.
- Pöry, J., Paukkunen, J., Heliölä, J., Kuussaari, M., 2009. Relative contributions of local and regional factors to species richness and total density of butterflies and moths in semi-natural grasslands. *Oecologia* 160, 577-587.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Sparks, T.H., Greatorex-Davies, J.N., Walker, K.J., Meek, W.R., Carvell, C., Petit, S., Firbank, L.G., 2004. Assessing habitat quality for butterflies on intensively managed arable farmland. *Biological Conservation* 118, 313-325.
- R Core Team, 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rösch, V., Tschamtké, T., Scherber, C., Batáry, P., 2013. Landscape composition, connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *Journal of Applied Ecology* 50, 387-394.
- Roy, D.B., Rothery, P., Brereton, T., 2007. Reduced-effort schemes for monitoring butterfly populations. *Journal of Applied Ecology* 44, 993-1000.
- Rundlöf, M., Bengtsson, J., Smith, H.G., 2008. Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance : Scale-dependent effects of organic farming. *Journal of Applied Ecology* 45, 813-820.
- Saura, S., Rubio, L., 2010. A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography* 33, 523-537.
- Sjödin, N.E., Bengtsson, J., Ekbom, B., 2008. The influence of grazing intensity and landscape composition on the diversity and abundance of flower-visiting insects. *Journal of Applied Ecology* 45, 763-772.
- Soga, M., Koike, S., 2013. Patch isolation only matters for specialist butterflies but patch area affects both specialist and generalist species. *Journal of Forest Research* 18, 270-278.
- Steffan-Dewenter, I., Tschamtké, T., 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* 3, 449-456.

- Stevens, V.M., Trochet, A., Blanchet, S., Moulherat, S., Clobert, J., Baguette, M., 2013. Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications* 6, 630-642.
- Stewart, K.E.J., Bourn, N.A.D., Thomas, J.A., 2001. An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *Journal of Applied Ecology* 38, 1148-1154.
- Tischendorf, L., Fahrig, L., 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90, 7-19.
- Urban, D., Keitt, T., 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82, 1205-1218.
- van Halder, I., Barbaro, L., Jactel, H., 2011. Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important? *Journal of Insect Conservation* 15, 591-601.
- van Swaay, C., Warren, M., Loïs, G., 2006. Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10, 189-209.
- Weibull, A.-C., Östman, Ö., 2003. Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology* 4, 349-361.
- Winfree, R., Dushoff, J., Crone, E.E., Schultz, C.B., Budny, Robert V., Williams, Neal M., Kremen, C., 2005. Testing Simple Indices of Habitat Proximity. *The American Naturalist* 165, 707-717.

Appendix S1: List of species of this study, rarity scores, ecological classifications, and number of individuals detected in grassland patches and grassy linear elements.

Species	Rarity score*	Mobility **	Specialization ***	Nb of ind. detected in grassy linear elements	Nb of ind. detected in grassland patches
<i>Aglais urticae</i>	0.826	NA	Generalist	29	26
<i>Anthocharis cardamines</i>	0.804	Mobile	Generalist	1	0
<i>Aporia crataegi</i>	0.916	Mobile	Generalist	0	4
<i>Araschnia levana</i>	0.924	Sedentary	Generalist	1	0
<i>Argynnis aglaja</i>	0.973	Mobile	Generalist	3	0
<i>Argynnis paphia</i>	0.834	Mobile	Generalist	2	7
<i>Aricia agestis</i>	0.801	Sedentary	Generalist	125	56
<i>Brenthis daphne</i>	0.963	Mobile	Generalist	0	1
<i>Brenthis hecate</i>	0.998	NA	Generalist	0	2
<i>Brintesia circe</i>	0.895	Mobile	Generalist	5	9
<i>Callophrys rubi</i>	0.940	Mobile	Generalist	2	2
<i>Carcharodus alceae</i>	0.962	Mobile	Generalist	5	6
<i>Celastrina argiolus</i>	0.871	Mobile	Generalist	4	8
<i>Clossiana dia</i>	0.880	Sedentary	Generalist	3	11
<i>Coenonympha arcania</i>	0.877	Sedentary	Generalist	1	9
<i>Coenonympha pamphilus</i>	0.279	Sedentary	Generalist	69	255
<i>Colias crocea</i>	0.698	Mobile	Generalist	39	14
<i>Cupido minimus</i>	0.960	Sedentary	Specialist	0	5
<i>Cyaniris semiargus</i>	0.984	Mobile	Specialist	4	49
<i>Erynnis tages</i>	0.918	Sedentary	Specialist	4	63
<i>Euchloe simplonia</i>	1.000	NA	Generalist	1	0
<i>Euphydryas aurinia</i>	0.977	Sedentary	Specialist	2	1
<i>Everes alcetas</i>	0.988	NA	Generalist	1	10
<i>Everes argiades</i>	0.957	Sedentary	Generalist	9	23
<i>Glaucopsyche alexis</i>	0.982	Mobile	Specialist	1	3
<i>Gonepteryx cleopatra</i>	0.908	NA	Generalist	1	0
<i>Gonepteryx rhamni</i>	0.738	Mobile	Generalist	0	8
<i>Heteropterus morpheus</i>	0.984	Sedentary	Generalist	0	1
<i>Inachis io</i>	0.682	Mobile	Generalist	12	10
<i>Iphiclides podalirius</i>	0.897	Mobile	Generalist	5	7
<i>Issoria lathonia</i>	0.936	Mobile	Generalist	6	5
<i>Lasiommata megera</i>	0.698	Mobile	Generalist	28	18
<i>Leptidea sinapis</i>	0.798	Mobile	Generalist	4	21
<i>Lycaena dispar</i>	0.997	Sedentary	Generalist	1	5
<i>Lycaena phlaeas</i>	0.862	Mobile	Generalist	13	7
<i>Lycaena tityrus</i>	0.956	Sedentary	Generalist	8	35
<i>Lysandra bellargus</i>	0.827	Sedentary	Specialist	2	6
<i>Lysandra coridon</i>	0.832	Sedentary	Specialist	9	0
<i>Maculinea arion</i>	0.993	Sedentary	Specialist	0	8
<i>Maniola jurtina</i>	0.002	Sedentary	Generalist	304	1324
<i>Melanargia galathea</i>	0.599	Sedentary	Specialist	369	981
<i>Melitaea cinxia</i>	0.936	Sedentary	Specialist	19	57
<i>Melitaea didyma</i>	0.923	Sedentary	Specialist	4	34
<i>Melitaea parthenoides</i>	0.990	Sedentary	Specialist	1	50
<i>Melitaea phoebe</i>	0.972	Mobile	Specialist	17	63
<i>Melitaea athalia</i>	0.939	Sedentary	Generalist	0	22
<i>Melitaea dejone</i>	0.999	NA	Generalist	0	4
<i>Minois dryas</i>	0.961	Sedentary	Generalist	0	1
<i>Neozephyrus quercus</i>	0.987	Mobile	Generalist	0	2
<i>Nymphalis polychloros</i>	0.987	Mobile	Generalist	0	1
<i>Ochlodes venatus</i>	0.834	Sedentary	Generalist	10	20
<i>Papilio machaon</i>	0.928	Mobile	Generalist	5	9
<i>Pararge aegeria</i>	0.421	Sedentary	Generalist	20	10
<i>Pieris brassicae</i>	0.493	Mobile	Generalist	124	77
<i>Pieris napi</i>	0.545	Mobile	Generalist	14	20
<i>Pieris rapae</i>	0.000	Mobile	Generalist	212	89
<i>Plebejus argus</i>	0.985	Mobile	Generalist	0	6
<i>Plebejus argyrognomon</i>	0.972	Sedentary	Specialist	3	0
<i>Plebejus idas</i>	0.994	Sedentary	Generalist	0	1
<i>Polygonia c-album</i>	0.854	Mobile	Generalist	1	7
<i>Polyommatus escheri</i>	0.978	NA	Specialist	1	1
<i>Polyommatus icarus</i>	0.464	Mobile	Generalist	147	332
<i>Pyrgus armoricanus</i>	0.998	Sedentary	Specialist	0	1

<i>Pyrgus cirsii</i>	0.998	NA	Specialist	1	0
<i>Pyrgus malvae</i>	0.980	NA	Generalist	12	28
<i>Pyronia tithonus</i>	0.509	Sedentary	Specialist	223	309
<i>Spialia sertorius</i>	0.980	Sedentary	Specialist	2	1
<i>Thecla betulae</i>	0.996	Sedentary	Generalist	0	1
<i>Thymelicus acteon</i>	0.978	Sedentary	Specialist	52	14
<i>Thymelicus lineola</i>	0.939	Sedentary	Generalist	120	84
<i>Thymelicus sylvestris</i>	0.936	Sedentary	Generalist	12	9
<i>Vanessa atalanta</i>	0.733	Mobile	Generalist	11	9
<i>Vanessa cardui</i>	0.736	Mobile	Generalist	7	4
<i>Zygenae filipendulae</i>	NA	NA	Generalist	13	26
<i>Zygenae lonicerae</i>	NA	NA	Specialist	2	26
<i>Zygenae loti</i>	NA	NA	Specialist	4	1
<i>Zygenae osterodensis</i>	NA	NA	Generalist	0	1
<i>Zygenae trifolii</i>	NA	NA	Specialist	6	176
Undetermined species				7	5
Total				2123	4501

Number of species detected in this study per dispersal ability and habitat specialization.

	<i>Specialist species***</i>	<i>Generalist species***</i>
<i>Sedentary species**</i>	15	18
<i>Mobile species**</i>	3	28
<i>NA*</i>	5	9

*: Rarity scores were estimated from the occurrences of all butterfly species recorded in the French butterfly monitoring scheme 2005-2014 (Manil et al. 2015)

**: A species was classified as having a low dispersal ability (sedentary) if its mean dispersal distance was lower than the median of all species recorded in this study (*i.e.* 203.1 m), and as having a high dispersal ability otherwise (mobile). Species mean dispersal distances were obtained from Stevens et al. (2013). NA: missing value, species mean dispersal distance not reported in (Stevens et al. 2013).

***: We distinguished grassland specialists (specialist) from other species (generalist) following van Swaay et al. (2006) for butterflies and completed with Krämer et al. (2012) for burnet moths.

References:

- Krämer, B., D. Poniatowski, and T. Fartmann. 2012. Effects of landscape and habitat quality on butterfly communities in pre-alpine calcareous grasslands. *Biological Conservation* **152**:253-261.
- Manil, L., A. Lerch, B. Fontaine, and R. Julliard. 2015. Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF) - Bilan 2005-2014.
- Stevens, V. M., A. Trochet, S. Blanchet, S. Moulherat, J. Clobert, and M. Baguette. 2013. Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications* **6**:630-642.
- van Swaay, C., M. Warren, and G. Lois. 2006. Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* **10**:189-209.

Partie I : La connectivité des habitats filtre les communautés observées localement

Appendix S2: Correlations between explanatory variables for grassland patches and grassy linear elements

Correlations between explanatory variables for grassland patches *

	Lin. el. 100 m	Lin. el. 250 m	Lin. el. 500 m	W. hab. 100 m	W. hab. 250 m	W. hab. 500 m	W. hab. hski $\alpha=10$	W. hab. hski $\alpha=4$	W. hab. hski $\alpha=2$	W. hab. circuit	W. hab. graph	W. hab. near dist.	Grass. 100 m	Grass. 250 m	Grass. 500 m	Grass. hski $\alpha=10$	Grass. hski 250 $\alpha=4$	Grass. hski 500 $\alpha=2$	Grass. circuit	Grass. graph	Grass. near dist.	Flower cover	Veg. height	Host plant div.	Nutrimet
Lin. el. 100 m	1																								
Lin. el. 250 m	0.66	1																							
Lin. el. 500 m	0.44	0.81	1																						
W. hab. 100 m	-0.32	-0.33	-0.19	1																					
W. hab. 250 m	-0.24	-0.29	-0.22	0.79	1																				
W. hab. 500 m	-0.14	-0.23	-0.25	0.56	0.85	1																			
W. hab. hski $\alpha=10$	-0.21	-0.29	-0.28	0.69	0.87	0.89	1																		
W. hab. hski $\alpha=4$	-0.10	-0.13	-0.18	0.48	0.58	0.70	0.75	1																	
W. hab. hski $\alpha=2$	-0.14	-0.20	-0.24	0.56	0.72	0.83	0.90	0.96	1																
W. hab. circuit	-0.06	-0.04	-0.01	0.33	0.24	0.16	0.18	0.06	0.11	1															
W. hab. graph	-0.16	-0.20	-0.17	0.52	0.73	0.79	0.80	0.61	0.73	0.11	1														
W. hab. near dist.	0.21	0.24	0.20	-0.64	-0.49	-0.36	-0.49	-0.45	-0.47	-0.13	-0.34	1													
Grass. 100 m	-0.12	0	-0.04	-0.51	-0.32	-0.13	-0.2	-0.04	-0.08	-0.19	-0.11	0.38	1												
Grass. 250 m	-0.15	-0.17	-0.16	-0.20	-0.26	-0.10	-0.08	0.13	0.07	-0.07	-0.09	0.01	0.71	1											
Grass. 500 m	-0.20	-0.23	-0.21	-0.03	-0.22	-0.21	-0.13	0.12	0.02	-0.07	-0.13	-0.10	0.39	0.75	1										
Grass. hski $\alpha=10$	0.09	0.02	-0.06	-0.03	-0.25	-0.20	-0.14	0.17	0.06	-0.06	-0.14	-0.12	0.26	0.59	0.6	1									
Grass. hski $\alpha=4$	0.03	0.02	-0.02	0.03	-0.22	-0.2	-0.13	0.24	0.1	-0.09	-0.18	-0.15	0.16	0.51	0.7	0.89	1								
Grass. hski $\alpha=2$	0	0.03	0.01	0.06	-0.19	-0.2	-0.13	0.24	0.1	-0.1	-0.19	-0.16	0.11	0.44	0.68	0.79	0.98	1							
Grass. circuit	-0.07	-0.02	0.01	0.13	0.01	0	0.02	0.06	0.04	0.11	-0.03	-0.16	-0.18	-0.02	0.04	0.03	0.05	0.05	1						
Grass. graph	-0.3	-0.32	-0.28	-0.03	-0.17	-0.1	-0.12	-0.03	-0.07	0.1	-0.13	0.05	0.36	0.59	0.63	0.25	0.29	0.27	0.12	1					
Grass. near dist.	-0.18	-0.15	-0.08	-0.02	0.03	-0.03	-0.05	-0.24	-0.18	0.06	-0.04	0.16	-0.16	-0.33	-0.22	-0.52	-0.45	-0.4	0.03	0.02	1				
Flower cover	-0.03	-0.06	-0.07	0.25	0.12	0.05	0.16	0.18	0.17	0.13	0.11	-0.27	-0.17	0.09	0.14	0.21	0.18	0.16	0.09	0.06	-0.15	1			
Veg. height	-0.05	0.01	0.07	0.17	0.08	0.05	0.1	0.23	0.18	0.12	0.09	-0.21	-0.05	0.08	0.11	0.24	0.27	0.26	-0.03	-0.07	-0.25	0.34	1		
Host plant div.	-0.07	0.02	0	0.26	0.15	0.07	0.17	0.19	0.18	0.08	0.01	-0.26	-0.16	0.03	0.08	0.21	0.22	0.21	0.03	-0.07	-0.12	0.29	0.26	1	
Nutrimet	0.06	0.04	0.01	-0.09	-0.07	-0.03	-0.09	-0.13	-0.12	-0.09	-0.06	0.15	0.02	-0.1	-0.22	-0.22	-0.21	-0.18	-0.08	-0.07	0.11	-0.32	-0.27	-0.26	1

*In bold: correlation above the 0.6 threshold.

In orange: groups of related variables which were never put together in the same model.

In blue: variables that can potentially be selected together in a model; for those pairs of variables, correlations above 0.6 would have been a problem, but we checked that it was never the case.

Correlations between explanatory variables for grassy linear elements *

	Lin. el. 100 m	Lin. el. 250 m	Lin. el. 500 m	W. hab. 100 m	W. hab. 250 m	W. hab. 500 m	W. hab. hski α=10	W. hab. hski α=4	W. hab. hski α=2	W. hab. circuit	W. hab. graph	W. hab. near dist.	Grass. 100 m	Grass. 250 m	Grass. 500 m	Grass. hski α=10	Grass. hski α=4	Grass. hski α=2	Grass. circuit	Grass. graph	Grass. near dist.	Flower cover	Veg. height	Host plant div.	Nutrimnent
Lin. el. 100 m	1																								
Lin. el. 250 m	0.85	1																							
Lin. el. 500 m	0.81	0.93	1																						
W. hab. 100 m	-0.02	-0.12	-0.11	1																					
W. hab. 250 m	-0.02	-0.13	-0.16	0.62	1																				
W. hab. 500 m	0	-0.06	-0.13	0.4	0.81	1																			
W. hab. hski α=10	-0.02	-0.11	-0.17	0.62	0.88	0.82	1																		
W. hab. hski α=4	0.09	0.03	-0.02	0.36	0.62	0.78	0.77	1																	
W. hab. hski α=2	0.05	-0.02	-0.08	0.46	0.75	0.84	0.89	0.97	1																
W. hab. circuit	-0.01	-0.03	-0.04	-0.06	-0.16	-0.21	-0.13	-0.20	-0.19	1															
W. hab. graph	-0.01	-0.07	-0.13	0.33	0.52	0.70	0.70	0.69	0.73	-0.23	1														
W. hab. near dist.	-0.02	0.05	0.06	-0.42	-0.44	-0.34	-0.49	-0.46	-0.49	0.01	-0.21	1													
Grass. 100 m	-0.11	-0.17	-0.18	0.08	0.32	0.2	0.31	0.26	0.29	-0.04	0.11	-0.16	1												
Grass. 250 m	-0.03	-0.14	-0.13	0.11	0.25	0.15	0.24	0.36	0.33	-0.05	0.10	-0.29	0.71	1											
Grass. 500 m	-0.04	-0.16	-0.16	0.17	0.16	0.10	0.15	0.31	0.26	-0.07	0.02	-0.30	0.43	0.77	1										
Grass. hski α=10	0.00	-0.11	-0.11	0.17	0.26	0.16	0.27	0.37	0.35	-0.05	0.11	-0.36	0.67	0.94	0.82	1									
Grass. hski α=4	0.07	-0.03	-0.02	0.16	0.19	0.13	0.2	0.4	0.35	-0.08	0.07	-0.37	0.41	0.8	0.91	0.88	1								
Grass. hski α=2	0.09	0.02	0.03	0.14	0.14	0.11	0.16	0.39	0.33	-0.09	0.05	-0.34	0.3	0.7	0.88	0.78	0.98	1							
Grass. Circuit	-0.09	-0.12	-0.13	0.07	0.12	0.03	0.12	0.05	0.08	0.09	0.07	-0.07	0.62	0.31	0.02	0.31	0.08	0.01	1						
Grass. Graph	-0.1	-0.22	-0.23	0.12	0.21	0.1	0.13	0.2	0.18	-0.03	0.01	-0.21	0.4	0.64	0.75	0.65	0.69	0.67	0.14	1					
Grass. near dist.	-0.22	-0.18	-0.17	-0.09	-0.2	-0.19	-0.22	-0.4	-0.35	0.15	-0.06	0.47	-0.4	-0.59	-0.55	-0.64	-0.67	-0.63	-0.17	-0.48	1				
Flower cover	-0.04	0	0.01	0.06	-0.08	-0.07	-0.06	-0.04	-0.05	0.05	-0.13	-0.1	-0.02	-0.04	-0.06	-0.03	-0.06	-0.07	0.04	-0.02	-0.04	1			
Veg. Height	-0.02	-0.04	-0.1	0.11	0.13	0.07	0.17	0.08	0.12	0.05	0.05	-0.08	0.05	0.12	0.06	0.14	0.12	0.09	0	0.06	-0.11	-0.02	1		
Host plant div.	-0.13	-0.18	-0.24	-0.08	-0.12	-0.15	-0.08	-0.13	-0.12	0.17	-0.07	0.08	-0.18	-0.2	-0.16	-0.23	-0.23	-0.22	-0.13	-0.11	0.38	0.13	0.12	1	
Nutrimnent	-0.09	-0.09	-0.1	0	0.13	0.11	0.04	0.02	0.03	-0.08	0.06	-0.02	0	0.01	-0.02	0	-0.01	-0.03	0.02	0.05	-0.04	-0.19	-0.27	-0.35	1

Lin. el. x m: Proportion of linear elements within x m

W. hab. x m: Proportion of woody habitats within x m

W. hab. Hski x m i: Hanski connectivity Index for woody habitats within x m ($a=1000/x$)

W. hab. Circuit: Circuit theory current for woody habitats

W. hab. Graph: Graph-based connectivity measure for woody habitats

W. hab. near dist.: distance to the nearest woody habitat

Grass. x m: Proportion of grasslands within x m

Grass. Hski x m: Hanski connectivity Index for grasslands within x m ($a=1000/x$)

Grass. Circuit: Circuit theory current for grasslands

Grass. Graph: Graph-based connectivity measure for grasslands

Grass. near dist.: distance to the nearest grassland

Flower cover: mean flower cover

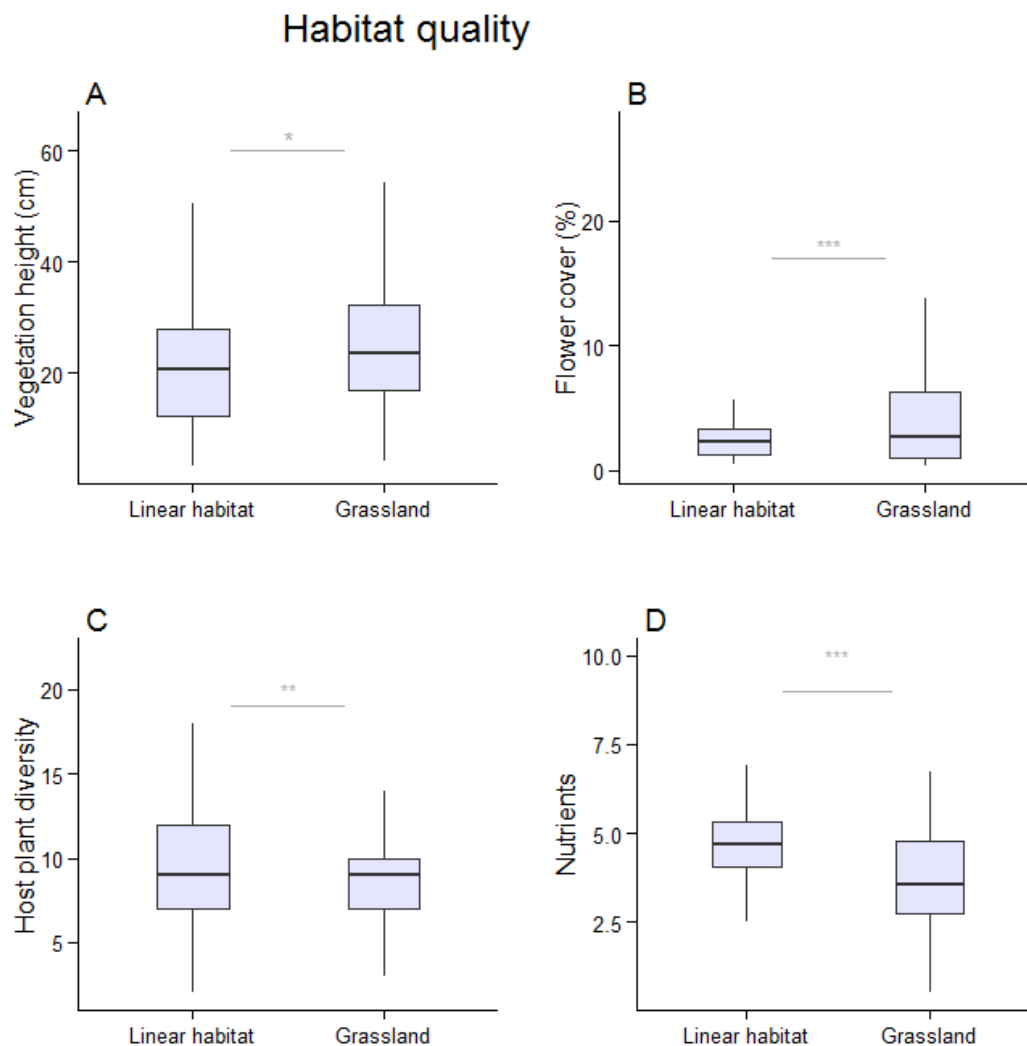
Veg. height: mean vegetation height

Host plant div.: Host plant diversity

Nutrient: mean Ellenberg index weighted by plant cover

Appendix A3: Comparison of habitat quality in grassland patches and grassy linear elements. Method and results.

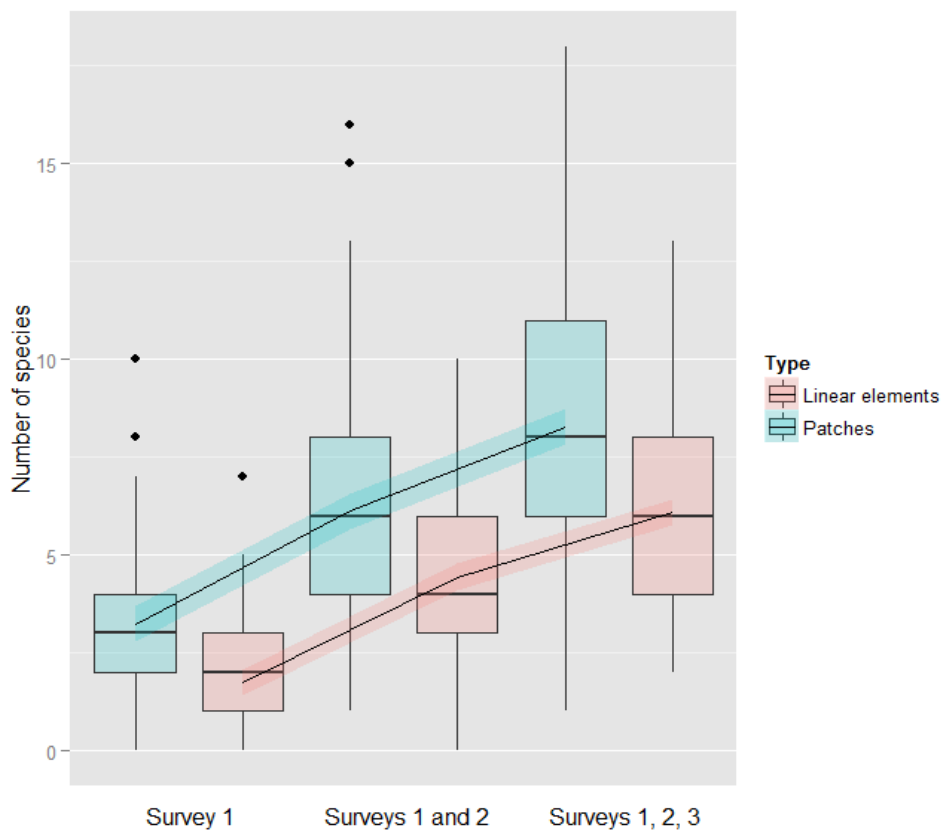
We tested for differences in habitat quality between grassland patches and linear elements with generalized mixed models with a Poisson error distribution and a log-link function for host plant diversity and with linear mixed models for vegetation height, flower cover and nutrients. We included region and study landscape as nested random factors (study landscape nested in region) in all the models. For each response variable (host plant diversity, vegetation height, flower cover and nutrients), we compared the null model with the random effects structure with the model which includes the type of element under study (patch vs linear element).



Vegetation height (A), flower cover (B), host plant diversity (C) and nutrients (D) on the transects in grasslands and linear elements. Mean and quartiles. Significance levels: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Appendix A4: Accumulation curves per habitat type and connectivity level.

Three surveys is obviously not enough to exhaustively sample butterfly communities, so that our counts provide an underestimate of the true species richness and species abundances. Indeed, five surveys per transect (or more) are recommended especially when the focus is the population dynamics (Roy et al. 2007). However, the main focus of the study was the comparison of butterfly communities with landscape connectivity. The undersampling is an issue only if count exhaustiveness (species detectability) varied with the factors of interest. We do not believe that undersampling led to flawed conclusions in our case. Firstly, sampling time spent per transect was the same between the compared situations. Secondly, species accumulated with the number of surveys in a similar fashion in grassland patches and linear elements (see graph below).



Finally, species accumulation with the number of surveys did not vary with habitat connectivity (the main factor of interest and a variable selected in our final models), when splitting grasslands and linear elements in two similarly sized classes of connectivity (based on mean % woodland in 250 m for grasslands and distance to the nearest grassland for linear elements) (see graph below).

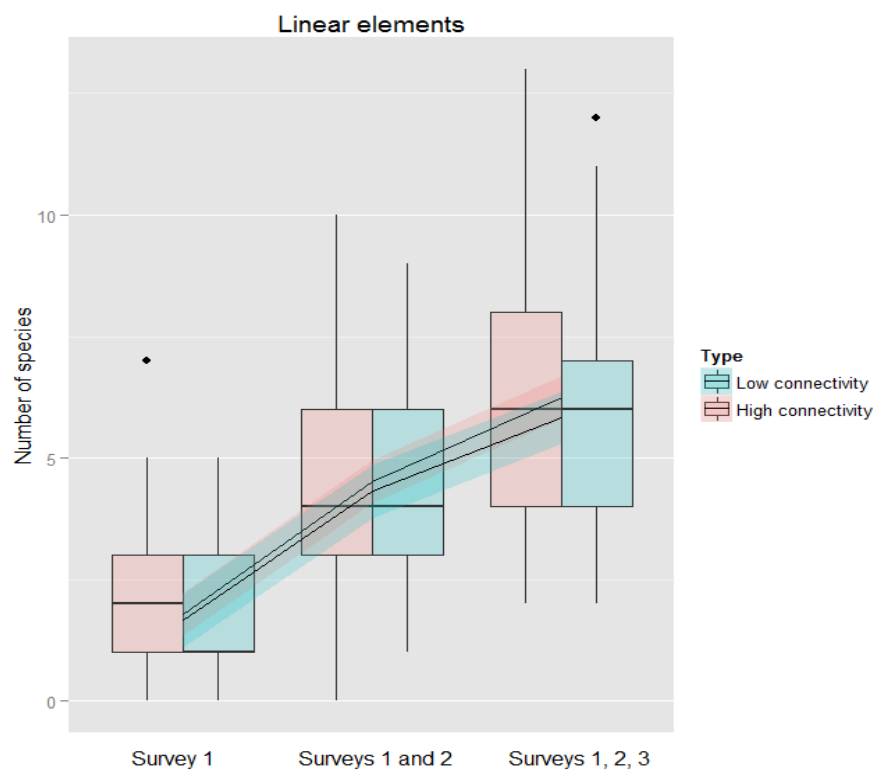
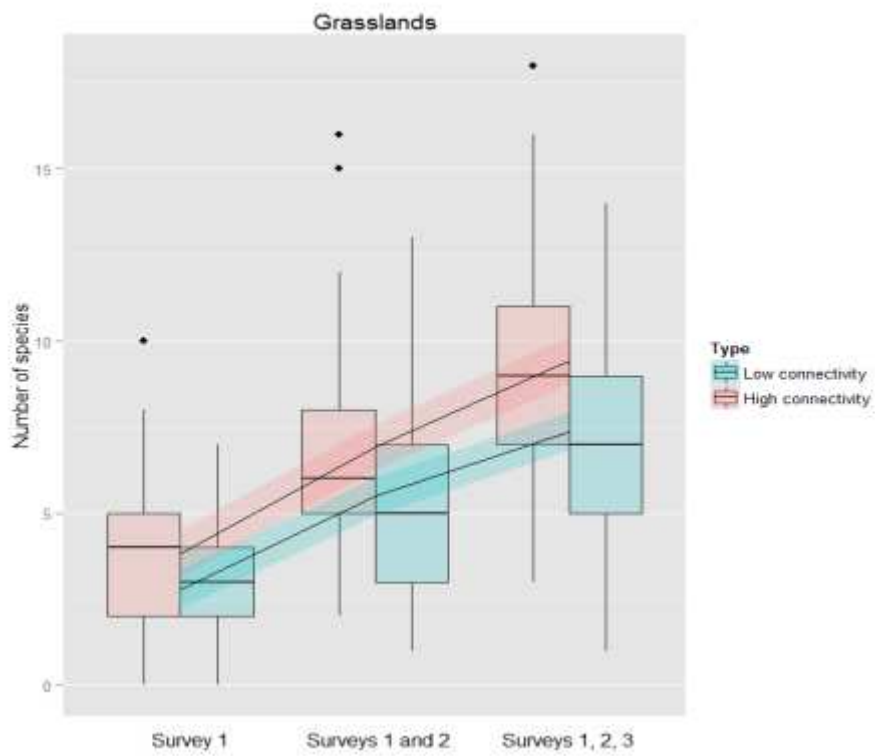


Table S1: Alternative models for connectivity metrics

The best generalized linear mixed-effects models (lowest AIC, in bold) and alternative models (related connectivity metrics) fitting the effects of landscape connectivity and habitat quality on community conservation value, species richness and abundance (all butterflies, specialist species, generalist species, sedentary and mobile butterflies) in (1) semi-natural grassland patches and (2) grassy linear elements. For each model, variables incl. and AIC are given.

				Host					
	Grassland connect. ^a	Wood. connect. ^a	Linear elements connect. ^b	plant diversity	Flower cover	Veg. height	Nutrient	Road vs gr. strip	
(1) Grassland patches									
Conservation value	not incl.	%250m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	-210.18
	not incl.	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	-204.13
	not incl.	%500m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	-201.87
	not incl.	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	-200.69
	not incl.	%100m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	-199.29
	not incl.	graph	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	-199.05
	not incl.	near dist	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	-198.16
	not incl.	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	-197.7
	not incl.	circuit	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	-190.77
Species richness									
Total	not incl.	%250m	%100m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	671.757
	not incl.	%250m	%250m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	672.102
	not incl.	%250m	%500m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	673.729
	not incl.	hanski $\alpha=4$	%100m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	674.009
	not incl.	%100m	%100m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	674.321
	not incl.	hanski $\alpha=10$	%100m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	674.38
	not incl.	hanski $\alpha=2$	%100m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	675.691
	not incl.	graph	%100m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	676.07
	not incl.	%500m	%100m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	677.105
	not incl.	near dist	%100m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	680.23
	not incl.	circuit	%100m	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	685.208
Specialists	not incl.	hanski $\alpha=2$	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	504.997
	not incl.	%250m	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	506.436
	not incl.	hanski $\alpha=4$	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	506.918
	not incl.	%100m	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	508.119
	not incl.	graph	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	508.636
	not incl.	hanski $\alpha=10$	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	509.566
	not incl.	%500m	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	509.79
	not incl.	near dist	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	510.389
	not incl.	circuit	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	511.94
	not incl.	hanski $\alpha=2$	%250m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	512.525
	not incl.	hanski $\alpha=2$	%500m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not tested	513.384
Generalists	not incl.	%250m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	590.25
	not incl.	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	590.729
	not incl.	%100m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	591.293
	not incl.	graph	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	591.83

Partie I : La connectivité des habitats filtre les communautés observées localement

	not incl.	%500m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	592.426
	not incl.	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	592.69
	not incl.	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	595.126
	not incl.	circuit	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	595.126
	not incl.	near dist	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	595.761
Sedentary species	not incl.	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	573.194
	not incl.	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	573.726
	not incl.	%100m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	573.818
	not incl.	%250m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	573.818
	not incl.	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	574.046
	not incl.	graph	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	574.282
	not incl.	%500m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	577.862
	not incl.	near dist	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	579.066
	not incl.	circuit	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	582.486
Mobile species	not incl.	%250m	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	503.385
	not incl.	%500m	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	504.286
	not incl.	%100m	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	504.9
	not incl.	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	505.783
	not incl.	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	506.092
	not incl.	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	507.237
	not incl.	near dist	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	507.267
	not incl.	graph	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	507.899
	not incl.	circuit	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	511.232
Abundance									
Total	hanski $\alpha=10$	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1188.36
	hanski $\alpha=4$	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1189.67
	%500m	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1190.06
	hanski $\alpha=2$	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1190.64
	%250m	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1191.53
	graph	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1191.96
	hanski $\alpha=10$	hanski $\alpha=10$	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1192.1
	circuit	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1192.43
	%100m	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1192.88
	near dist	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1193.06
	hanski $\alpha=10$	%500m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1193.84
	hanski $\alpha=10$	%100m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1193.97
	hanski $\alpha=10$	graph	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1198
	hanski $\alpha=10$	hanski $\alpha=4$	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1198.1
	hanski $\alpha=10$	hanski $\alpha=2$	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1201.43
	hanski $\alpha=10$	near dist	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1205.54
	hanski $\alpha=10$	circuit	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	1207.29
Specialists	not incl.	%100m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	963.379
	not incl.	graph	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	962.613
	not incl.	%250m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	964.068
	not incl.	hanski $\alpha=2$	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	964.56
	not incl.	hanski $\alpha=4$	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	965.183
	not incl.	hanski $\alpha=10$	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	966.131

Partie I : La connectivité des habitats filtre les communautés observées localement

	not incl.	%500m	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	966.514
	not incl.	near dist	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	966.831
	not incl.	circuit	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	970.217
Generalists	not incl.	%250m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	1050.44
	not incl.	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	1053.15
	not incl.	%500m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	1053.27
	not incl.	graph	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	1055.14
	not incl.	%100m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	1055.83
	not incl.	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	1057.1
	not incl.	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	1059.77
	not incl.	near dist	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	1062.4
	not incl.	circuit	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not tested	1063.44
Sedentary species	not incl.	%100m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	1140.24
	not incl.	%250m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	1138.75
	not incl.	graph	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	1138.83
	not incl.	hanski $\alpha=10$	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	1139.01
	not incl.	%500m	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	1142.56
	not incl.	hanski $\alpha=4$	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	1143.43
	not incl.	hanski $\alpha=2$	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	1146.31
	not incl.	near dist	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	1150.69
	not incl.	circuit	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	1152.14
Mobile species	near dist	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not tested	734.478
	circuit	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	734.992
	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	735.885
	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	736.1
	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	737.225
	%500m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	738.744
	%250m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	738.784
	graph	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	738.848
	%100m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	incl.	not incl.	not tested	738.86
(2) Grassy linear elements									
Conservation value	near dist	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	-176.13
	graph	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	-167.48
	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	-166.63
	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	-166.3
	%500m	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	-166.24
	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	-165.17
	%250m	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	-165.14
	%100m	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	-164.85
	circuit	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	-164.63
Species richness									
Total	near dist	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	635.459
	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	638.379
	%500m	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	638.736
	graph	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	638.816
	%250m	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	639.085
	%100m	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	639.159

Partie I : La connectivité des habitats filtre les communautés observées localement

	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	639.238
	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	639.752
	circuit	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	640.01
Specialists	near dist	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	406.332
	%500m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	415.314
	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	415.665
	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	416.389
	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	417.213
	graph	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	418.122
	%250m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	418.51
	%100m	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	421.183
	circuit	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	422.634
Generalists	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	583.59
Sedentary species	near dist	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	527.857
	%500m	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	528.581
	graph	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	529.081
	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	530.23
	%100m	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	530.625
	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	530.906
	%250m	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	531.191
	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	531.585
	circuit	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	533.235
Mobile species	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	486.803
Abundance									
Total	near dist	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	953.922
	near dist	not incl.	%250m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	954.382
	near dist	not incl.	%100m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	957.966
	hanski $\alpha=10$	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	960.706
	%250m	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	960.968
	%100m	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	961.823
	hanski $\alpha=4$	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	963.688
	graph	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	963.73
	%500m	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	963.787
	hanski $\alpha=2$	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	964.639
	circuit	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	964.858
Specialists	near dist	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	734.705
	%500m	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	751.48
	hanski $\alpha=10$	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	751.593
	hanski $\alpha=4$	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	752.324
	%250m	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	753.821
	hanski $\alpha=2$	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	754.098
	graph	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	755.77
	%100m	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	758.766
	circuit	not incl.	not incl.	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	761.875
Generalists	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	850.048
Sedentary species	near dist	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	870.097
	near dist	%500m	%250m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	871.862

Partie I : La connectivité des habitats filtre les communautés observées localement

	near dist	%100m	%100m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	876.559
	hanski $\alpha=10$	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	884.121
	%250m	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	885.508
	%500m	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	886.528
	hanski $\alpha=4$	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	887.095
	%100m	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	887.565
	hanski $\alpha=2$	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	888.985
	graph	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	889.293
	circuit	not incl.	%500m	incl.	incl.	incl.	not incl.	not incl.	893.025
Mobile species	not incl.	not incl.	not incl.	not incl.	incl.	not incl.	not incl.	not incl.	717.209

incl.: included in the model

not incl.: not included in the model

^a Connectivity metrics tested: habitat cover in 100, 250 and 500 m radii, Hanski Connectivity Index with $\alpha=2$, 4 and 10, distance to the nearest patch, dPC-flux (graph theory based, details in the main current).

^b Connectivity metrics tested: habitat cover in 100, 250, and 500- m radii.

%x m: proportion of the corresponding habitat (see column heading) within x m.

Hanski x m: Hanski connectivity Index for the corresponding habitat (see column heading) within x m ($a=1000/x$).

circuit: circuit theory current for the corresponding habitat (see column heading).

graph: graph-based connectivity measure for the corresponding habitat (see column heading).

near dist: distance to the nearest corresponding habitat (see column heading).

Flower cover: mean flower cover.

Veg. height: mean vegetation height.

Host plant diversity: number of host plants.

Nutrient: mean weight (plant cover) Ellenberg index N.

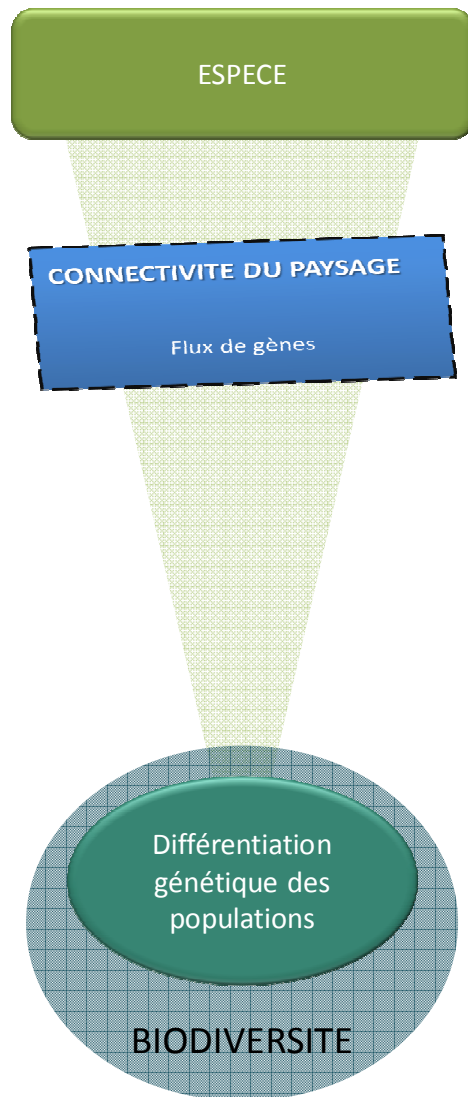
Table S2: Summary of the 18 study landscapes: spatial coordinates (Lambert 93), and the proportion of grasslands, woody habitats, arable lands, vineyards/orchards and built-over areas therein.

Region	Landscape	X (L93)	Y (L93)	% Semi-nat. grasslands	% Woody habitats	% Arable lands	% Vineyards/ orchards	% Built- over areas
Aquitaine	1	439833	6417522	16	25	9	40	3
	2	442600	6406617	16	21	6	47	3
	3	451083	6397973	14	22	7	48	2
	4	456672	6405809	16	26	13	31	6
	5	456684	6412736	16	26	4	43	3
	6	473031	6413881	15	24	11	39	4
Burgundy	1	724137	6746043	11	21	57	0	2
	2	752275	6751379	15	22	51	3	4
	3	763678	6727361	16	26	46	5	3
	4	760532	6756391	15	23	55	0	3
	5	737544	6735407	14	23	56	1	2
	6	750000	6744826	15	22	58	0	2
Gascogne	1	515950	6240867	20	19	50	0	2
	2	556950	6241867	28	23	40	0	2
	3	544950	6250867	25	20	45	0	2
	4	539950	6258867	16	22	48	0	3
	5	498950	6262867	28	21	39	0	3
	6	517950	6265867	18	24	48	0	2

Partie II : Inférer la résistance des milieux à la dispersion du Myrtil par la génétique du paysage



Dispersion des papillons en milieu agricole : une étude de génétique du paysage répliquée pour le Myrtil, *Maniola jurtina*



Dans un monde en mouvement où les espèces font face à des changements environnementaux majeurs, la dispersion est un processus clé dans la persistance des populations et de la distribution des espèces. La génétique du paysage est une solution prometteuse pour évaluer la résistance des éléments paysagers à la dispersion des espèces. Néanmoins, les études pâtissent souvent de plans d'échantillonnage inadaptés (échantillonnage opportuniste, absence de réplication à l'échelle du paysage) et de la non-indépendance des données dans les analyses statistiques.

Dans cet article, nous nous sommes efforcés de développer un plan d'échantillonnage rigoureux et répliqué et d'appliquer une méthode statistique robuste pour estimer la dispersion du Myrtil en paysage agricole. Nous avons collecté 1681 échantillons répartis dans les paysages d'étude étudiés dans la Partie I. Comme la distribution du Myrtil est plutôt continue qu'en agrégats discrets, l'échantillonnage a été individu-centré au lieu de population-centré.

Nous avons utilisé la méthode des transects, du chemin de moindre coût et la théorie des circuits pour évaluer la résistance de chaque variable paysagère à la dispersion du Myrtil, en analysant la réponse de chaque sexe séparément. Nous avons pris en compte la non-indépendance des mesures de distances appareillées à l'aide de modèles linéaires mixtes avec « paramétrisation

des effets population par maximum de vraisemblance ».

Grâce à 6 des 15 marqueurs microsatellites développés pour le Myrtil, nous avons montré que l'effet du paysage sur la structuration génétique était globalement faible et que les boisements et les terres arables avaient tendance à réduire les flux de gènes alors que les éléments prairiaux, surfaciques comme linéaires, semblent faciliter la dispersion.

Ces résultats supportent l'hypothèse d'une dispersion facilitée à travers les milieux similaires à l'habitat de l'espèce. La réplication spatiale a permis de détecter des effets subtils du paysage sur les flux de gènes des papillons, et les résultats ont été renforcés par les concordances entre méthodes analytiques.

Article soumis le 12 août 2015 à *Landscape Ecology*, en révision.

BUTTERFLY DISPERSAL IN FARMLAND: A REPLICATED LANDSCAPE GENETICS STUDY ON THE MEADOW BROWN BUTTERFLY (*MANIOLA JURTINA*)

Anne Villemey^{1*}, William E. Peterman², Murielle Richard³, Annie Ouin^{4,5}, Inge van Halder^{6,7}, Virginie Marie Stevens^{3,8}, Michel Baguette^{3,9}, Philip Roche¹⁰, Frédéric Archaux¹

1: National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea), UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

2: School of Environment and Natural Resources, The Ohio State University, 2021 Coffey Road, 210 Kottman Hall, Columbus, OH 43210, USA.

3: CNRS USR 2936, Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS, route du CNRS, 09200 Moulis, France

4: INRA Toulouse, UMR DYNAFOR, Chemin de Borde Rouge, 31326 Castanet Tolosan, France

5: University of Toulouse, INP-ENSAT, UMR DYNAFOR, BP 32607, 31326 Castanet Tolosan, France

6: INRA, UMR 1202 BIOGECO, 69 route d'Arcachon, 33610 Cestas, France

7: University of Bordeaux, UMR 1202 BIOGECO, Allée Geoffroy St-Hilaire, 33615 Pessac, France

8: Université de Liège, FRS-FNRS, 22 quai van beneden, 4020 Liège, Belgium

9: Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7205 Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, rue Saint-Hilaire, 75005 Paris, France

10: National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea), UR EMAX, 3275 route de Cézanne, CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

* Corresponding author.

Abstract

Context: In our changing world, species continually face challenging environmental conditions, interest in species dispersal is thus rapidly increasing. Landscape genetics has recently provided innovative solutions to evaluate landscape resistance to dispersal. However, studies often suffer from inadequate sampling designs (absence of spatial replication, opportunistic sampling) and incorrect statistical analyses (non-independence of pairwise genetic distances).

Objectives: We studied the dispersal of the common meadow brown butterfly, *Maniola jurtina*, in agricultural contexts. We sought to develop a replicated study design and to apply rigorous statistical analyses to infer the effects of landscape features on gene flow.

Methods: Samples were collected in 18 study landscapes of 5 x 5 km in three contrasting agricultural French regions. As the distribution of the meadow brown butterfly is continuous rather than patchy, delineating population boundaries is particularly challenging. We therefore based our sampling design on individuals. Using circuit theory, least cost path and transect-based methods, we analyzed the effect of landscape on gene flow for each sex separately. We accounted for the non-independence of pairwise genetic distances in linear mixed models with maximum likelihood population effects parameterization.

Results: Analysis of 1681 samples collected with 6 microsatellites loci revealed that for both sexes, forests and arable lands weakly limited butterfly gene flow whereas grasslands and grassy linear elements (road verges) were more likely to enhance gene flow.

Conclusion: Our spatially replicated landscape genetics study allowed us to detect subtle landscape effects on butterfly gene flow, and these findings were reinforced by consistent results across analytical methods.

Keywords

Dispersal, farmland, gene flow, landscape resistance, linear mixed model, *Maniola jurtina*, spatial replication

Introduction

As a consequence of climate and land use change, species have to adapt to increasingly challenging conditions. To do so, they can remain in the same places and modify their phenotypic and genotypic variations to improve their fitness, or/and they can disperse in search of better environmental conditions. In this context, dispersal - the movement of individuals that can sustain gene flow (Ronce 2007) - is of increasing interest. The resistance of the landscape mosaic to dispersal is not homogeneous; some landscape features can enhance dispersal whereas others act as barriers (Taylor et al. 1993). A variety of research approaches have been used to estimate landscape resistance to dispersal, including telemetry or tracking studies, and movement data analysis. However, these direct methods are not feasible for all species and are time- and labor-consuming. Furthermore, they quantify dispersal on the short term and may miss rare long distance events that can be critical to maintaining gene flow among populations (Nowicki et al. 2014). Finally, most studies do not integrate the dispersal success (i.e. reproductive success, Baguette et al. 2013). Indirect method based on gene flow estimates reflects dispersal events across generations accounting for reproductive success, thus giving a more integrative view of landscape effects on movement. Recently, landscape genetics - a research discipline which combines landscape ecology, population genetics and spatial statistics - has begun to provide alternative means to evaluate landscape resistance to plant and animal multi-generational dispersal (Manel and Holderegger 2013). Landscape genetics relies upon the fact that dispersal plus reproduction drive gene flow, so comparing genetic patterns and landscape structures can provide information on which landscape features impede or support dispersal.

Even though landscape genetics has a great potential, and despite advances in analytical methods (Manel and Holderegger 2013), studies often suffer from inadequate sampling design and inappropriate or debatable statistical analyses. The vast majority of the studies to date have analyzed genetic data within a single landscape (Keyghobadi 2007) - despite the proven, and widely accepted, benefits of spatial replication (Short Bull et al. 2011). Furthermore, samples are often collected without prior design, or may even be opportunistic (Oyler-McCance et al. 2012). With respect to analyses, some studies either do not adequately take into account the non-independence of the pairwise distances in statistical analyses or use questionable statistical tests (van Strien et al. 2012). Taking these issues into account is crucial, and would greatly improve the rigour and robustness of landscape genetics studies by providing more reliable conclusions (Storfer et al. 2010).

Estimation of landscape resistance to gene flow often requires assigning cost values to landscape features with a high cost value denoting a high energy cost or mortality risk, or a low willingness of the species to cross the feature. Once these cost values are determined, dispersal can be modeled in various ways - the two most frequently used being least cost path (Adriaensen et al. 2003), and circuit theory (McRae et al. 2008). Least cost path assumes a unique path between two locations, hypothesizing that individuals perceive their environment in a way that leads them to "select" the optimal path, whereas circuit theory evaluates all possible pathways, assuming that movements follow random walks. The calculation of effective distances between locations in both methods requires parameterizing resistance surfaces (cost values), which has been highly criticized in previous studies because it often relies on expert opinion (Koen et al. 2012; Rayfield et al. 2010; Spear et al. 2010). A simpler approach is to use a transect-based or strip-based analysis (Emaresi et al. 2011; Pavlacky Jr et al. 2009), which avoids these subjective parameterization issues. This method quantifies the landscape composition (i.e. the proportion of each land use) but also the landscape configuration (e.g. patch density, Coster et al. 2015) between each pair of locations. The width of the transect reflects the distance at which the species perceives its environment - its perceptual range

(Emaresi et al. 2011). The multiple explanatory variables created with transect-based analysis are ecologically interpretable and this approach also makes it possible to test multivariate landscape feature effects: additive models can be easily run without the prior need to assign relative cost values to landscape features. The main shortcoming of transect-based analyses is that rectilinear migration routes are assumed (Spear et al. 2010). As resistance methods (*i.e.* circuit theory and least cost path) and transect-based methods each have their own advantages and drawbacks, using both should provide relevant and complementary information.

In this study, we investigated how environmental factors affected gene flow in a grassland butterfly in three contrasting regions. Butterflies are emblematic of agricultural landscapes but their populations have declined dramatically over the last decades, mainly because of intensification of management practices, pesticide use and the loss and fragmentation of their habitats (EEA 2013). We chose to focus on the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*), a widespread butterfly with intermediate dispersal ability (Stevens et al. 2013). The distribution of the meadow brown butterfly is continuous rather than patchy in our study landscapes, making delineating population boundaries challenging. As such, we utilized an individual-based sampling design (Landguth and Schwartz 2014). This sampling scheme also enhances the power of statistical analyses by increasing the number of sampling points, while keeping sample size constant (Prunier et al. 2013). We used a replicate landscape-level sampling design with 18 study landscapes of 5 x 5 km located in three contrasting regions in France, with six replicate landscapes per region. As suggested by Zeller et al. (2012), we used multiple analytical approaches to investigate the effects of land uses and topographic aspects (topographic roughness and solar exposition) on effective dispersal of meadow brown butterflies. We applied least cost path, circuit theory and transect-based methods and accounted for the non-independence of pairwise genetic distances in linear mixed models with maximum likelihood population effects parameterization

The dispersal of animals through their habitats and the other landscape features is not always easy to predict; two opposite responses can be observed. In general, animals disperse more through favorable habitats than through non-habitats (Eycott et al. 2012), but results showing an increase in movement through sub-optimal or non-habitats have also been reported (Peterman et al. 2014; Prunier et al. 2014). We hypothesized that suitable habitats for meadow brown butterflies such as grasslands, forest edges and, to a lesser extent, road verges, green lanes and grassy field margins would enhance gene flow, whereas arable lands and forest interiors would limit their movements. We predicted that terrain irregularity would inhibit butterfly effective dispersal, and that solar exposure would enhance the movements of this ectotherm (Cormont et al. 2011). In addition, as the dispersal behavior of the meadow brown butterfly is known to differ between sexes (Brakefield 1982; Ducatez et al. 2014), we assumed that the response to landscape features would also differ between sexes. Specifically, because males actively and intensively look around for females, we expected a lower resistance of landscape features in males than in females.

Methods

Study species

The meadow brown butterfly *M. jurtina* is a univoltine species widespread in Europe. This butterfly inhabits meadows, and in a lesser extent, road verges, glades, hedgerows and forest paths, where its caterpillars feed on a variety of grasses (*Festuca* spp., *Agrostis* spp., Brakefield 1982). Although it is an abundant butterfly in France, the meadow brown butterfly has been declining over the two last decades (EEA 2013) and is suffering from habitat loss in intensively cultivated landscapes where the

patchiness of remnant suitable habitats makes dispersal ability crucial (Delattre et al. 2013a). The meadow brown butterfly is an intermediate disperser with mean dispersal distances reported to range from 50 to 300 m (Öckinger and Smith 2007; Ouin et al. 2008; reviewed in Schneider 2003; Stevens et al. 2013). Even though capable of covering several kilometers (Schneider et al. 2003), most meadow brown butterflies behave rather sedentarily and spend their whole lifetime in a small area (Grill et al. 2006).

The choice of the study species was a compromise between availability of neutral molecular markers, the abundance of the species in all our study landscapes and species traits (specialization and dispersal). Indeed, among the few butterfly species for which markers are available, most are either protected or rare/absent in France. The meadow brown butterfly is a model species which has been studied for decades, and its biology (Brakefield 1982) and ecology (Conradt and Roper 2006; Öckinger and Smith 2007) are well known. With this foundation of knowledge, we were able to develop an appropriate and robust sampling scheme to test hypotheses about meadow brown butterfly movement and landscape resistance.

Study sites

Our study took place in three contrasting agricultural regions in France (Figure 24). The northernmost region, Burgundy, is dominated by annual crops (cereals, corn and oilseed); mean elevation is 200 m (115–286). The second region, Aquitaine, is dominated by vineyards interspersed with woodland and grassland patches: topography is flat (mean elevation: 63 m, [4–133]). The southernmost region, the hills and valleys of Gascony, is a crop-livestock farming system with many small woods embedded in a mosaic of crops, grasslands and hedges; elevation ranges from 166 to 400 m (mean: 267 m).

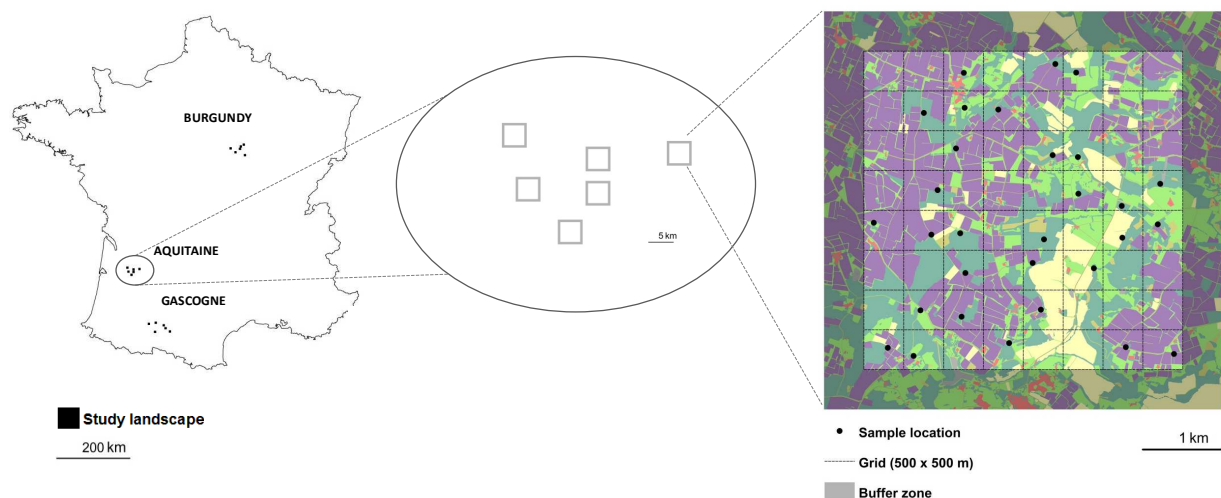


Figure 26: Sampling design. Three regions and six 5 x 5 km study landscapes per region were considered. In each study landscape, sample locations were randomly selected on a regular 500 x 500 m grid placed 500 m away from the border.

Field sampling

In the three regions, we used a landscape-level sampling design with six replicated 5 x 5 km landscapes per region (see Appendix S1 for the methodology applied to selected each study landscape and the main characteristics of these landscapes). In each of the 18 landscapes, our objective was to collect tissue from two males and two females at 25 locations randomly selected on a regular 500 x 500 m grid (Figure 26). The grids were placed 500 m away from the border of the study landscapes to limit border bias effect (Koen et al. 2012). If fewer than 4 samples were collected

at the selected locations, additional locations were chosen to obtain 100 genetic samples per study landscape. Genetic sample was collected by removing a leg, which was stored in 95% EtOH at -20 °C until DNA extraction. To avoid sampling the same individual twice, we always removed the same leg from all butterflies (the upper left one).

In summer 2013, we collected a total of 1681 samples: an average of 94 meadow brown butterflies at 18 to 30 locations (mean=26.1) per study landscape. At each location, we collected from one to seven meadow brown butterflies (mean=3.7). We obtained 1.9 times more males than females (Table S1), despite our attempt to follow a sex-balanced sampling design.

Microsatellite analysis and genotyping

We used DNeasy Blood and Tissue kits (Qiagen, Valencia, CA) to extract total DNA from each individual sample. Before enzymatic digestion, each butterfly leg was cut into four to eight pieces to facilitate DNA extraction. Loci were recently developed on 12 individuals by ECOGENICS GmbH (<http://www.ecogenics.ch>; Zürich, Switzerland). We amplified fifteen polymorphic microsatellite loci (Mj0008, Mj5287, Mj5647, Mj5563, Mj7132, Mj0247, Mj3956, Mj5522, Mj7232, Mj0283, Mj2410, Mj3637, Mj4870, Mj5331, Mj0272, Table S3 in Supporting Information) against all DNA templates. Polymerase chain reaction (PCR) conditions were set on the Senso Quest thermal cycle with an initial denaturation of 10 min at 94 °C; 35 cycles of 1.5 min (for the first ten cycles) and of 30 seconds (for the next 25 cycles) at 56 °C; 30 seconds at 72 °C; and final elongation of 5 min at 72 °C. Total reaction volume was 5 µL, of which 1 µL was DNA. The PCR products were run on an ABI 3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems) with the GeneScan-500 LIZ size standard and we performed genotyping and manually confirmed all peaks with GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems).

Genetic analyses

We used Genepop (Rousset 2008) to test for linkage disequilibrium among pairs of loci, and the R package 'popgenreport' (Adamack and Gruber 2014) to obtain the number of alleles per marker. We also used Genepop to detect the presence of null alleles, a phenomenon known to be frequent in Lepidoptera (Nève and Meglécz 2000), and discarded markers with high null allele frequency rates (>0.2). To test for possible sex-biased gene flow in the meadow brown butterfly, we analyzed the data for each sex separately.

There was linkage disequilibrium between pairs of loci, but locus Mj2410 showed sex linkage: all the females were homozygotes. Evidence of frequent null alleles (> 0.2) was detected at loci: Mj5522, Mj5287, Mj5647, Mj3956, Mj5563, Mj0272, Mj0283 and Mj3637. Null alleles are known to be an issue in insect genetics, particularly in butterflies, because of high mutation rates which can affect flanking regions of microsatellites (Meglécz et al. 2004). As a consequence, we only retained loci Mj0008, Mj7132, Mj0247, Mj7232, Mj4870 and Mj5331 in further analyses (see descriptive statistics in [Tableau 6](#)). Only complete genotypes for the six selected microsatellite markers were analyzed, leading to a total sample size of 1526 samples (92% of the samples collected, 1000 males, 526 females).

With the six retained loci, we estimated inter-individual genetic distances and calculated the mean genetic distances between individuals for each pair of locations within the same landscape. We tested the Kosman (Kosman and Leonard 2005) and Smouse (Smouse and Peakall 1999) genetic distances (both computed with the R package 'popgenreport') - two metrics widely used in individual-based landscape genetics studies (Adamack and Gruber 2014).

Tableau 6: Main characteristics of the six selected microsatellite markers for the meadow brown butterfly. Number of alleles, null allele frequencies, expected and observed heterozygosity (He and Ho) are given for males (N=1000) and females (N=526).

	No. of alleles		Null allele rate		He		Ho	
	Males	Females	Males	Females	Males	Females	Males	Females
Mj0008	10	7	0.01	0.01	0.101	0.099	0.091	0.088
Mj7132	20	17	0.06	0.06	0.856	0.866	0.731	0.735
Mj0247	59	53	0.10	0.09	0.955	0.951	0.765	0.771
Mj7232	17	17	0.14	0.14	0.843	0.843	0.615	0.616
Mj4870	13	13	0.16	0.20	0.690	0.711	0.453	0.435
Mj5331	29	27	0.02	0.03	0.903	0.904	0.852	0.835

Landscape genetics analyses

For each study landscape, we combined available national GIS data to obtain a preliminary land use map, then corrected and updated this map with aerial photographs and field observations (Appendix S1). Our final maps distinguished eight land uses: woodlands, woodland edges, semi-natural grasslands, arable lands, roads, built-over areas, grassy strips (road verges, grassy field margins and green lanes) and vineyards/orchards. Built-over areas were not retained for subsequent analyses because they represented a very small fraction of the landscapes (mean cover: $3\% \pm 1$ SD). We used a 30-m digital elevation model and the Geomorphometry and Gradient Metrics Toolbox for ArcGIS 10.2 (Evans et al. 2014) to derive topographic roughness (rough), and heat load index (hli), quantifying solar exposure.

For the two resistance methods (circuit theory and least cost path), we hypothesized that each land use can either reduce or enhance gene flow (Prunier et al. 2014). To test for both conductance and resistance effects, we created two resistance surfaces for each land use and each topographic aspect. We first created a resistance surface to test for resistance to gene flow where pixel values were the proportion of the land use in the cell or mean roughness, and heat load index. We then created the inverse resistance surface ($1/\text{proportion}$) to consider conductance instead of resistance (Figure 27). This method, based on raw maps, reduces subjectivity in assigning cost values. In addition, to test for isolation by distance (IBD), we created a homogeneous resistance surface where all pixel values were equal to 1. To summarize, we created $2 \times 9 + 1 = 19$ resistance surfaces (where 2 = one surface to test for resistance + one to test for conductance; 9 = seven land uses + two topographic aspects; 1 = the IBD resistance surface). All resistance surfaces had a cell size of 100×100 m (a compromise between precision and computation time), and values were rescaled between 0.01 and 100 before least cost path and circuit theory calculations. We computed least cost paths with the R package 'gdistance' (van Etten 2014), and used Circuitscape (McRae et al. 2008) to calculate current flow across each landscape (Figure 27). We obtained least cost path and electric current values between each pair of locations for the 19 resistance surfaces, then each of these values was used as an explanatory variable in separate regression analyses (after center-scale transformation). Specifically, for each region, sex, method (*i.e.* circuit theory and least cost path) and resistance surface, a linear mixed-effect model (lme, nlme package, Pinheiro et al. 2015) with maximum likelihood population effects parameterization (MLPE, Clarke et al. 2002) was fitted to the data with the R function corMLPE (<https://github.com/nspeope/corMLPE>) to account for multiple memberships. In our case, the term "population" in MLPE referred to sample location. Indeed, all the locations were present in different pairs, causing some statistical dependency among pairwise distances when they shared a location (e.g. pairs i-j and i-k, sharing the location i, Clarke et al. 2002).

The covariate structures of the models incorporated a parameter ρ , which is the proportion of the variance corresponding to that correlation between pairwise distances. In all the models, pairwise genetic distance was used as the independent variable, and resistance distance between locations (electric current or least cost path) as the dependent variable. In addition, we included study landscape as a random factor. Region and sex were analyzed separately. We compared the models for each resistance surface (including the IBD surface) to the null model (no fixed effect) with the same random effect structure. We estimated model fit with the marginal coefficient of determination for generalized mixed-effect models with Nakagawa & Schielzeth's R^2 (Nakagawa and Schielzeth 2013, MuMIn package).

For the transect-based method, we delineated a rectangular area in a straight line between each pair of sample locations. In this transect, we estimated the proportion and patch density of each intervening land use and centered-scaled these proportions by region (Figure 27). Mean topographic roughness and heat load index were also estimated in each transect. Dispersal strategies depend on the perceptual range of the species under study (Zeller et al. 2012); we therefore tested different transect widths to determine the corridor width between pairs of locations that best fit our data. Consequently, we applied the transect-based method with 200-, 500- and 1000-m wide transects (Figure 27). We applied a model selection method similar to the one used for resistance methods: for each sex, region and transect width, we used linear mixed-effect models with an MLPE correlation structure. To test for isolation by distance, we compared the null model (with intercept only) with a model with the distances between each pair of locations. Contrary to the two resistance methods, the transect-based approach allowed us to test for multivariate effects without subjective assumptions. We determined the best model by sequentially adding explanatory variables to the null model. We continued this stepwise procedure until the next variable to be added failed to reduce AIC by 2 points or more. Collinearity between explanatory variables was tested and only uncorrelated variables (correlation threshold <0.5) were included in the same model. All statistical analyses were performed in R 3.0.2 (R Core Team 2013).

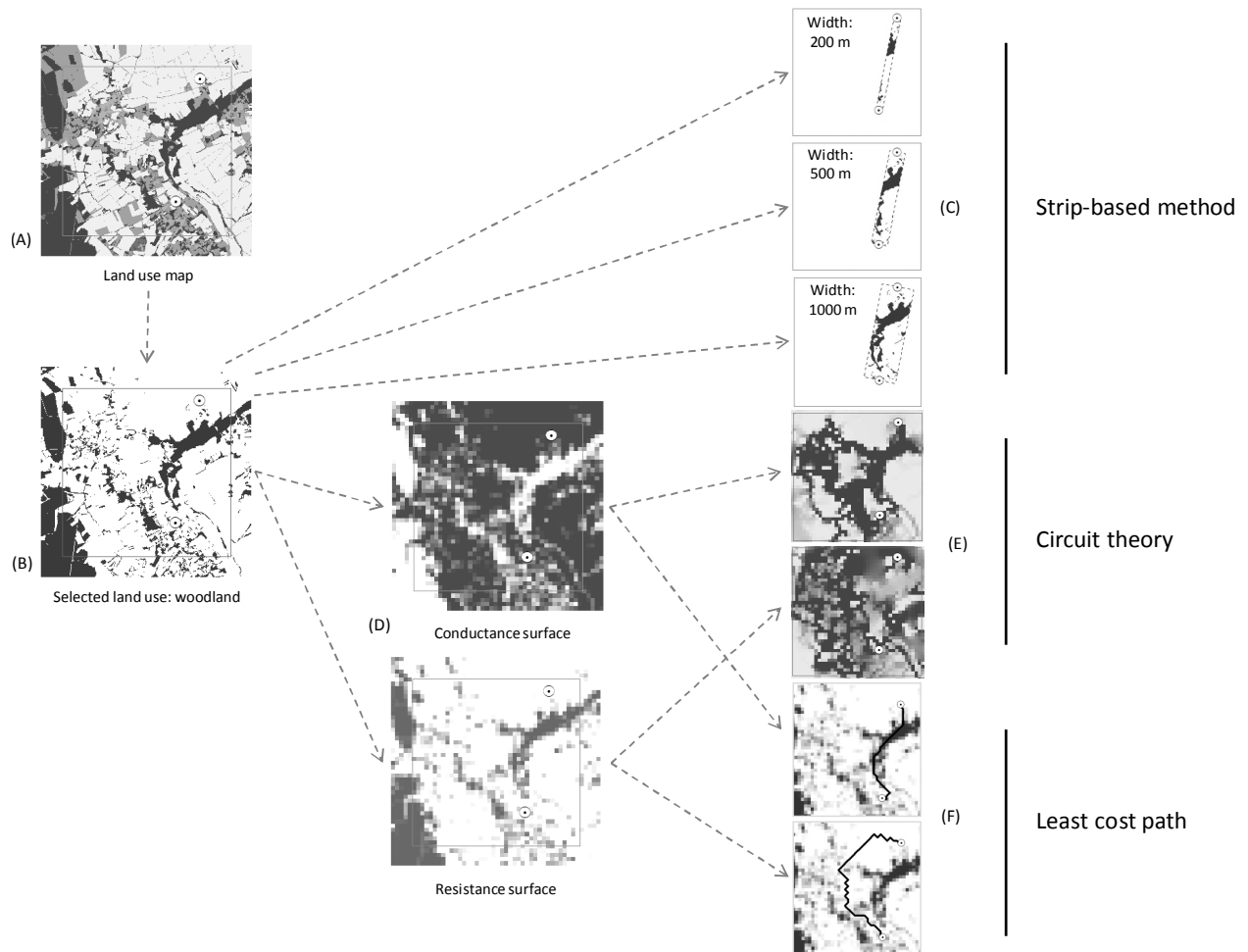


Figure 27: Flow-chart of methods used to assess landscape effect on gene flow; example with two locations. A: land use map of the study landscape. B: selection of a particular land use class, here woodland (in black). C: illustration of the transect-based method. D: creation of the two inverse resistance surfaces reflecting woodland resistance and conductance hypotheses, back: high resistance value, white: low resistance value. E: electric current if we consider woodland as a dispersal enhancer (above) or as a barrier (below). F: least cost paths if we consider woodland as a dispersal enhancer (above) or as a barrier (below).

Results

The Smouse and Kosman metrics were highly correlated (Pearson = 0.86, $p < 0.001$) and led to similar conclusions (Tableau 7 and Table S2 in Supplementary Material). Thus, we present below only the results from the Kosman metrics (see Table S2 for the results obtained with the Smouse metric). Models which were lower than the null model by 2 AIC points are displayed in Tableau 7. Environmental factors (landscape features, heat load index and topographic roughness) only explained a very small proportion of the genetic differentiation between pairs of male and female meadow brown butterflies, respectively, in the three study regions (all $R_m^2 < 5\%$, Tableau 7).

Tableau 7: Models with the Kosman distance for each sex, analytical approach and region. Models 2 AIC points lower than the null model are displayed. Variable(s) selected, effect(s), p-value(s) and Rm^2 , Rc^2 and ρ are given. For least cost path and circuit theory, the models tested were univariate. In the transect-based analyses, we tested for multivariate models; if more than one variable was selected, Rm^2 , Rc^2 and ρ correspond to the best additive model.

	MALES						FEMALES					
	Variable ¹	Eff. ²	p	Rm^2	Rc^2	ρ	Variable ¹	Eff. ²	p	Rm^2	Rc^2	ρ
Circuit theory												
Aquitaine	null			0.000	0.000	0.21	%arable	-	*	0.011	0.092	0.14
Burgundy	%wood	-	*	0.004	0.012	0.22	null			0.000	0.000	0.21
Gascony	null			0.000	0.000	0.20	null			0.000	0.000	0.11
Least cost path												
Aquitaine	null			0.000	0.000	0.21	%arable	-	**	0.038	0.115	0.14
Burgundy	%wood	-	*	0.003	0.017	0.21	%road	+	*	0.006	0.006	0.20
Gascony	null			0.000	0.000	0.20	%w.edge	-	*	0.018	0.018	0.11
Transect-based method												
Width: 200 m												
Aquitaine	%arable	-	*	0.003	0.003	0.21	%grassld	+	*	0.007	0.085	0.14
Burgundy	null			0.000	0.009	0.22	null			0.000	0.000	0.21
Gascony	null			0.000	0.000	0.20	null			0.000	0.000	0.11
Width: 500 m												
Aquitaine							%grassld	+	**			
	%arable	-	*	0.004	0.004	0.21	#arable	+	*	0.018	0.114	0.15
Burgundy	null			0.000	0.009	0.22	null			0.000	0.000	0.21
Gascony	#grassld	+	*	0.003	0.003	0.20	null			0.000	0.000	0.11
Width: 1000 m												
Aquitaine	%arable	-	*	0.006	0.006	0.21	null			0.000	0.086	0.15
Burgundy	null			0.000	0.009	0.22	null			0.000	0.000	0.21
Gascony	%road	+	*	0.004	0.004	0.20	null			0.000	0.000	0.11

¹ Variable selected. Arable=arable lands, grassld=grasslands, road= roads, wood=woodlands, w.edge= woodland edges. %: proportion of the respective habitat, #: patch density of the respective habitat. Colors distinguished land use types selected in the models.

² Effect: - = limits gene flow, + = enhances gene flow.

Significance levels: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

Rm^2 , Rc^2 : marginal and conditional coefficients of determination for the Nakagawa and Schielzeth (2013) generalized mixed-effect model.

ρ : proportion of the total variance that results from a correlation between two pairwise observations involving a common location, the maximum value of 0.5 occurring when the individual inter-location effect is large.

Among sexes and regions, the analytical approaches converged to identify grasslands and, to a lesser extent, grassland-like linear habitats as gene flow enhancers; whereas arable lands, woodlands and woodland edges generally impeded gene flow (Tableau 7). For females, the models based on least cost path gave slightly better fits. For males, however, there were no substantial differences among the three approaches (Tableau 7). Isolation by distance was never detected, and topographical aspects - roughness and heat load index – were never selected.

Discussion

Our sampling design combines three regions, 18 study landscapes, randomly selected sampling sites and individual-based analyses. We used three analytical approaches relying on different hypotheses on how animals perceive and navigate in the landscape during dispersal (straight-line path, least-cost-path or random walk). We carried out statistical analyses that explicitly take into account the non-independence of pairwise genetics data and consider multiple study landscapes. We found that woodlands and arable lands limited meadow brown butterfly gene flow, whereas grasslands and grassy linear elements tended to enhance effective dispersal. Our replicated sampling design combined with different analytical approaches gave us the ability to detect subtle effects of landscape features on dispersal despite their small magnitude.

Landscape weakly impacts meadow brown butterfly genetic structure

In the three study regions, for both sexes and all analytical approaches, landscape features had a small but measurable effect on gene flow. This result is not rare in landscape genetics studies (Broquet et al. 2006; Coster et al. 2015; Hahn et al. 2013; Harrison et al. 2012; Meyer et al. 2015) and can rely on different factors (see below).

There was no isolation by distance effect between locations up to 4 km apart, nor even between study landscapes separated from one another by up to 60 km (results not shown). The absence of a relationship between genetic and geographic distances is expected when either gene flow or genetic drift dominate in shaping population structure (Phillipsen et al. 2015). Here, we suspect that gene flow is high across the regions because, inter-landscape F_{st} values are very low (0.005 on average, Appendix S4). In addition, an allozyme study showed that the genetic differentiation of the meadow brown butterfly is rather weak (Schmitt et al. 2005).

The type and magnitude of landscape effects on gene flow depend on species biological characteristics (Engler et al. 2014) and landscape context (Cushman et al. 2013; Graves et al. 2012; Jaquière et al. 2011). High abundance, low specialization, and high dispersal ability are traits often linked with low genetic differentiation in butterflies (Habel et al. 2013). The meadow brown butterfly is abundant and can utilize resources in the arable mosaic, which can make dispersal easier by reducing energy costs.

Meadow brown butterfly dispersal in farmland

We found that meadow brown butterfly gene flow is enhanced by open herbaceous habitats: semi-natural grasslands and grassland-like linear habitats (road verges, grassy strips), and reduced by closed woodland habitats and arable lands. These findings are consistent with the hypothesis that dispersal is greater through landscape features similar in structure to the main habitat (Eycott et al. 2012). The patterns we detected are concordant with mark recapture studies on this species. Kindlmann et al. (2004) and Quin et al. (2008) found that woodlands and crops had a negative effect on movements, whereas grassland cover could enhance movements depending on the study site.

Moreover, the positive effect of linear landscape elements we detected concurs with Delattre et al. (2013b): through direct movement monitoring, they showed that grassy field margins support a corridor function by enhancing meadow brown butterfly effective dispersal. So, even if meadow brown butterfly abundance and survival rates are lower in linear elements (Öckinger and Smith 2007), these landscape features can still play a role in their dispersal.

Overall, gene flow tended to be better explained by landscape structure in females than in males in our study, despite a lower sample size for females. The fact that least cost path outperformed other methods in females, but not in males, might be indicative of greater path selectiveness in females. However, additional studies are necessary to confirm the processes underlying the observed differences between sexes.

Analytical approaches in landscape genetics

Several authors have emphasized the need for robust model selection techniques in landscape genetics (Emaresi et al. 2011; Jaquiéry et al. 2011; Legendre and Fortin 2010). A major drawback in landscape genetics analyses is the non-independence of pairwise genetic distances. This non-independence stems from the fact that a given location is used in different pairs of locations. In most landscape genetics studies, correlation between matrices through permutation tests is applied to overcome this drawback (Mantel, partial Mantel tests and multivariate regression analysis of distance matrices). Notwithstanding the discussions about the validity of permutation procedures (Legendre and Fortin 2010), these methods cannot consider multiple study sites in the same analysis while taking into account the spatial structure of the dataset. One possibility is to use linear mixed models on a dataset composed only of independent pairs: each location is used in only one pair. However, this would drastically reduce sample size, and therefore statistical power; for example, with 50 locations among 1275 available pairs, only 25 pairs would be completely independent. To improve statistical power, independent pairs can be selected with a pseudo-bootstrap procedure (Rioux Paquette et al. 2014): for each pseudo-bootstrap replicate, only a randomly chosen subset of distance values that are completely independent from one another is retained. One final solution is to use linear mixed models (Bolker et al. 2009) with a random effects structures to deal with a multiple study sites design and with an appropriate correlation structure to account for multiple memberships (Clarke et al. 2002). We believe that the use of mixed-effects models with maximum likelihood population effects parameterization (MLPE) is an appropriate and powerful approach for landscape genetics model selection (Peterman et al. 2014; van Strien et al. 2012). The method is flexible, allows the whole dataset to be used, and is easy to implement with the recently available 'corMLPE' R function (<https://github.com/nspope/corMLPE>). Linear mixed models have been used for decades in other ecology disciplines and thus, have benefitted from thorough statistical improvements and have proven their robustness.

Notwithstanding the search for the best analytical method, using multiple approaches and replicating study landscapes (Short Bull et al. 2011) can help increase the ability to detect subtle effects. In fact, despite the limited amount of variance explained in our study, some signals are consistent among regions, sexes, analytical approaches, and genetic metrics, thus providing quite a high certainty of our inferences. Although the different analytical methods we used provided complementary information and robustness, we note that the transect-based method produces models which are both easy to compute and easy to interpret. Moreover, it allows us to test for multivariate effects (additive effects of landscape variables) without subjective assumptions. This is

not currently possible with resistance methods, even though the optimization of resistance values is a promising avenue (Peterman et al. 2014).

Implications for conservation

In conclusion, this study demonstrates that the landscape features in our three study regions had little impact on meadow brown butterfly gene flow. Habitat connectivity at the landscape level does not seem to limit gene flow in this species. We can, however, hypothesize that for the meadow brown butterfly in highly fragmented landscapes, and for other grassland species with stricter ecological demands and lower dispersal abilities, the negative effect of woodlands and arable lands would be higher, making habitat connectivity more crucial. Further research on this and other species is needed to fully assess this hypothesis.

Acknowledgements

Study landscape selection was developed in collaboration with F. Catalayud and I. Lahlou. We thank L. Barbaro, I. Bilger, B. Castagneyrol, Y. Charbonnier, A. Charneau, and F. Vetillard for their participation in the field work, and Y. Paillet for his relevant comments and help with statistical analyses. We thank V. Moore for thorough language corrections on the first draft of the manuscript. This project was supported by the LEVANA project financed by the French Ministry of Environment (program DIVA 3, contract 12-MBGD-DIVA-5-CVS-030).

References

- Adamack, A.T., Gruber, B., 2014. PopGenReport: simplifying basic population genetic analyses in R. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 384-387.
- Adriaensen, F., Chardon, J.P., Blust, G.D., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H., Matthysen, E., De Blust, G., 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64, 233-247.
- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V.M., Turlure, C., 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88, 310-326.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.-S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 127-135.
- Brakefield, P.M., 1982. Ecological Studies on the Butterfly *Maniola jurtina* in Britain. I. Adult Behaviour, Microdistribution and Dispersal. *Journal of Animal Ecology* 51, 713-726.
- Broquet, T., Ray, N., Petit, E., Fryxell, J., Burel, F., Fryxell, J.M., 2006. Genetic isolation by distance and landscape connectivity in the American marten (*Martes americana*). *Landscape Ecology* 21, 877-889.
- Clarke, R., Rothery, P., Raybould, A., 2002. Confidence limits for regression relationships between distance matrices: Estimating gene flow with distance. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 7, 361-372.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2006. Nonrandom Movement Behavior at Habitat Boundaries in Two Butterfly Species: Implications for Dispersal. *Ecology* 87, 125-132.
- Cormont, A., Malinowska, A., Kostenko, O., Radchuk, V., Hemerik, L., WallisDeVries, M., Verboom, J., 2011. Effect of local weather on butterfly flight behaviour, movement, and colonization: significance for dispersal under climate change. *Biodiversity and Conservation* 20, 483-503.
- Coster, S.S., Babbitt, K.J., Cooper, A., Kovach, A.I., 2015. Limited influence of local and landscape factors on fine-scale gene flow in two pond-breeding amphibians. *Molecular Ecology*, 742-758.
- Cushman, S.A., Shirk, A.J., Landguth, E.L., 2013. Landscape genetics and limiting factors. *Conservation Genetics* 14, 263-274.
- Delattre, T., Baguette, M., Burel, F., Stevens, V.M., Quénol, H., Vernon, P., 2013a. Interactive effects of landscape and weather on dispersal. *Oikos*, 1576-1585.
- Delattre, T., Vernon, P., Burel, F., 2013b. An agri-environmental scheme enhances butterfly dispersal in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, 102-109.
- Ducatez, S., Humeau, A., Congretel, M., Fréville, H., Baguette, M., 2014. Butterfly species differing in mobility show different structures of dispersal-related syndromes in the same fragmented landscape. *Ecography* 37, 378-389.
- EEA, 2013. The European Grassland Butterfly Indicator: 1990-2011, In European Environment Agency Technical report. p. 34.
- Emaresi, G., Pellet, J., Dubey, S., Hirzel, A.H., Fumagalli, L., 2011. Landscape genetics of the Alpine newt (*Mesotriton alpestris*) inferred from a strip-based approach. *Conservation Genetics* 12, 41-50.

- Engler, J.O., Balkenhol, N., Filz, K.J., Habel, J.C., Rodder, D., 2014. Comparative landscape genetics of three closely related sympatric Hesperid butterflies with diverging ecological traits. *PLoS one* 9, e106526.
- Evans, J.S., Oakleaf, J., Cushman, S.A., Theobald, D., 2014. An ArcGIS Toolbox for Surface Gradient and Geomorphometric Modeling, version 2.0-0.
- Eycott, A., Stewart, G., Buyung-Ali, L., Bowler, D., Watts, K., Pullin, A., 2012. A meta-analysis on the impact of different matrix structures on species movement rates. *Landscape Ecology* 27, 1263-1278.
- Graves, T.A., Wasserman, T.N., Ribeiro, M.C., Landguth, E.L., Spear, S.F., Balkenhol, N., Higgins, C.B., Fortin, M.-J., Cushman, S.A., Waits, L.P., 2012. The influence of landscape characteristics and home-range size on the quantification of landscape-genetics relationships. *Landscape Ecology* 27, 253-266.
- Grill, A., Schtickzelle, N., Cleary, D.F.R., Nève, G., Menken, S.B.J., 2006. Ecological differentiation between the Sardinian endemic *Maniola nurag* and the pan-European *M. jurtina*. *Biological Journal of the Linnean Society* 89, 561-574.
- Habel, J.C., Rödder, D., Lens, L., Schmitt, T., 2013. The genetic signature of ecologically different grassland Lepidopterans. *Biodiversity and Conservation* 22, 2401-2411.
- Hahn, T., Kettle, C.J., Ghazoul, J., Hennig, E.I., Pluess, A.R., 2013. Landscape Composition Has Limited Impact on Local Genetic Structure in Mountain Clover, *Trifolium montanum* L. *Journal of Heredity* 104, 842-852.
- Harrisson, K.A., Pavlova, A., Amos, J.N., Takeuchi, N., Lill, A., Radford, J.Q., Sunnucks, P., 2012. Fine-scale effects of habitat loss and fragmentation despite large-scale gene flow for some regionally declining woodland bird species. *Landscape Ecology* 27, 813-827.
- Jaquière, J., Broquet, T., Hirzel, A.H., Yearsley, J., Perrin, N., 2011. Inferring landscape effects on dispersal from genetic distances: how far can we go? *Molecular Ecology* 20, 692-705.
- Keyghobadi, N., 2007. The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology* 85, 1049-1064.
- Kindlmann, P., Aviron, S., Burel, F., Quin, A., 2004. Can the assumption of a non-random search improve our prediction of butterfly fluxes between resource patches? *Ecological Entomology* 29, 447-456.
- Koen, E.L., Bowman, J., Walpole, A.A., 2012. The effect of cost surface parameterization on landscape resistance estimates. *Molecular Ecology Resources* 12, 686-696.
- Kosman, E., Leonard, K.J., 2005. Similarity coefficients for molecular markers in studies of genetic relationships between individuals for haploid, diploid, and polyploid species. *Molecular Ecology* 14, 415-424.
- Landguth, E., Schwartz, M., 2014. Evaluating sample allocation and effort in detecting population differentiation for discrete and continuously distributed individuals. *Conservation Genetics* 15, 981-992.
- Legendre, P., Fortin, M.-J., 2010. Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources* 10, 831-844.
- Manel, S., Holderegger, R., 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 28, 614-621.
- McRae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H., Shah, V.B., 2008. Using Circuit Theory to Model Connectivity in Ecology, Evolution, and Conservation. *Ecology* 89, 2712-2724.
- Meglecz, E., Petenian, F., Danchin, E., D'Acier, A.C., Rasplus, J.-Y., Faure, E., 2004. High similarity between flanking regions of different microsatellites detected within each of two species of Lepidoptera: *Parnassius apollo* and *Euphydryas aurinia*. *Molecular Ecology* 13, 1693-1700.
- Meyer, S., Wesche, K., Hans, J., Leuschner, C., Albach, D.C., 2015. Landscape complexity has limited effects on the genetic structure of two arable plant species, *Adonis aestivalis* and *Consolida regalis*. *Weed Research* 55, 406-415.
- Nakagawa, S., Schielzeth, H., 2013. A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 133-142.
- Nève, G., Meglécz, E., 2000. Microsatellite frequencies in different taxa. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 376-377.
- Nowicki, P., Vrabec, V., Binzenhöfer, B., Feil, J., Zakšek, B., Hovestadt, T., Settele, J., 2014. Butterfly dispersal in inhospitable matrix: rare, risky, but long-distance. *Landscape Ecology* 29, 401-412.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007. Asymmetric dispersal and survival indicate population sources for grassland butterflies in agricultural landscapes. *Ecography* 30, 288-298.
- Quin, A., Martin, M., Burel, F., 2008. Agricultural landscape connectivity for the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). *Agriculture Ecosystems and Environment* 124, 193-199.
- Oyler-McCance, S.J., Fedy, B.C., Landguth, E.L., 2012. Sample design effects in landscape genetics. *Conservation Genetics*, 1-11.
- Pavlacky Jr, D.C., Goldizen, A.W., Prentis, P.J., Nicholls, J.A., Lowe, A.J., 2009. A landscape genetics approach for quantifying the relative influence of historic and contemporary habitat heterogeneity on the genetic connectivity of a rainforest bird. *Molecular Ecology* 18, 2945-2960.
- Peterman, W.E., Connette, G.M., Semlitsch, R.D., Eggert, L.S., 2014. Ecological resistance surfaces predict fine-scale genetic differentiation in a terrestrial woodland salamander. *Molecular Ecology* 23, 2402-2413.
- Phillipsen, I.C., Kirk, E.H., Bogan, M.T., Mims, M.C., Olden, J.D., Lytle, D.A., 2015. Dispersal ability and habitat requirements determine landscape-level genetic patterns in desert aquatic insects. *Molecular Ecology* 24, 54-69.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2015. Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, R package version 3.1-120, <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Prunier, J., Kaufmann, B., Léna, J.-P., Fenet, S., Pompanon, F., Joly, P., 2014. A 40-year-old divided highway does not prevent gene flow in the alpine newt *Ichthyosaura alpestris*. *Conservation Genetics* 15, 453-468.

- Prunier, J.G., Kaufmann, B., Fenet, S., Picard, D., Pompanon, F., Joly, P., Lena, J.P., 2013. Optimizing the trade-off between spatial and genetic sampling efforts in patchy populations: towards a better assessment of functional connectivity using an individual-based sampling scheme. *Molecular Ecology* 22, 5516-5530.
- R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rayfield, B., Fortin, M.-J., Fall, A., 2010. The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values. *Landscape Ecology* 25, 519-532.
- Rioux Paquette, S., Talbot, B., Garant, D., Mainguy, J., Pelletier, F., 2014. Modelling the dispersal of the two main hosts of the raccoon rabies variant in heterogeneous environments with landscape genetics. *Evolutionary Applications* 7, 734-749.
- Ronce, O., 2007. How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 231-253.
- Rousset, F., 2008. genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8, 103-106.
- Schmitt, T., Röber, S., Seitz, A., 2005. Is the last glaciation the only relevant event for the present genetic population structure of the meadow brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Biological Journal of the Linnean Society* 85, 419-431.
- Schneider, C., 2003. The influence of spatial scale on quantifying insect dispersal: an analysis of butterfly data. *Ecological Entomology* 28, 252-256.
- Schneider, C., Dover, J., Fry, G.L.A., 2003. Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: the role of adult resources and size of the study area. *Ecological Entomology* 28, 219-227.
- Short Bull, R.A., Cushman, S.A., Mace, R., Chilton, T., Kendall, K.C., Landguth, E.L., Schwartz, M.K., McKelvey, K., Allendorf, F.W., Luikart, G., 2011. Why replication is important in landscape genetics: American black bear in the Rocky Mountains. *Molecular Ecology* 20, 1092-1107.
- Smouse, P.E., Peakall, R., 1999. Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. *Heredity* 82, 561-573.
- Spear, S.F., Balkenhol, N., Fortin, M.J., McRae, B.H., Scribner, K., 2010. Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Molecular Ecology* 19, 3576-3591.
- Stevens, V.M., Trochet, A., Blanchet, S., Moulherat, S., Clobert, J., Baguette, M., 2013. Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications* 6, 630-642.
- Storfer, A., Murphy, M.A., Spear, S.F., Holderegger, R., Waits, L.P., 2010. Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology* 19, 3496-3514.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* 68, 571-573.
- van Etten, J., 2014. gdistance: distances and routes on geographical grids, R package version 1.1-5, <http://CRAN.R-project.org/package=gdistance>.
- van Strien, M.J., Keller, D., Holderegger, R., 2012. A new analytical approach to landscape genetic modelling: least-cost transect analysis and linear mixed models. *Molecular Ecology* 21, 4010-4023.
- Zeller, K.A., McGarigal, K., Whiteley, A.R., 2012. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27, 777-797.

Appendices

Appendix A1: Landscape-level sampling design. Methodology and characteristics of the selected study landscapes.

Table S1: Sample size per study landscape: number of sampled locations, samples collected by sex and total samples.

Table S2: Models with the Smouse distance for each sex, analytical approach and region.

Table S3: Characteristics of the 15 microsatellites loci developed for *Maniola jurtina* by Ecogenix based on the fragment analysis of 15 individuals.

Table S4: Pairwise F_{st} between study landscapes.

Appendix A1: Landscape-level sampling design

Methodology: We combined available national GIS data in order to obtain preliminary regional maps. Woody habitats (woodland patches, small woods and thick hedges), and roads and other built-over surfaces were obtained from national maps (BDTOPO® 2011, National Geographic Institute, France). Grasslands, vineyards and annual crops were extracted from the 2011 National Farmland Survey (RPG - Registre Parcellaire Graphique). In order to optimize the selection of the six 5 x 5 km “study landscapes” within each region, we used a moving window (5 x 5 km) analysis of a preliminary regional GIS layer to identify study landscapes with similar land use matrices. We considered the proportion of woodlands, grasslands and built-over areas. We made sure that similar amounts of grassland and woody habitat were included in the study landscapes in the three regions to reduce inter-regional landscape composition effects. Unfortunately, the available GIS layers provided only incomplete information on grassland locations, so we first selected our study landscapes based on the information we had, then corrected and completed the grassland cover maps by adding information from aerial photographs by digitalization and field observations. As a result, the amount of grassland varies slightly within and among regions (Table below).

Summary of the 18 study landscapes: spatial coordinates (Lambert 93) and the proportion of grasslands, woody habitats, arable lands, vineyards/orchards and built-over areas therein.

Region	Landscape	X (L93)	Y (L93)	% Semi-nat. grasslands	% Woody habitats	% Arable lands	% Vineyards/orchards	% Built-over areas
Aquitaine	1	439833	6417522	16	25	9	40	3
	2	442600	6406617	16	21	6	47	3
	3	451083	6397973	14	22	7	48	2
	4	456672	6405809	16	26	13	31	6
	5	456684	6412736	16	26	4	43	3
	6	473031	6413881	15	24	11	39	4
Burgundy	1	724137	6746043	11	21	57	0	2
	2	752275	6751379	15	22	51	3	4
	3	763678	6727361	16	26	46	5	3
	4	760532	6756391	15	23	55	0	3
	5	737544	6735407	14	23	56	1	2
	6	750000	6744826	15	22	58	0	2
Gascogne	1	515950	6240867	20	19	50	0	2
	2	556950	6241867	28	23	40	0	2
	3	544950	6250867	25	20	45	0	2
	4	539950	6258867	16	22	48	0	3
	5	498950	6262867	28	21	39	0	3
	6	517950	6265867	18	24	48	0	2

Table S1: Sample size per study landscape: number of sampled locations, samples collected by sex and total number of samples.

Region	Study landscape	Nb. of locations	Nb. of males sampled	Nb. of females sampled	Total nb. of samples
Aquitaine	1	30	68	26	94
	2	26	66	43	109
	3	24	71	27	98
	4	26	60	37	97
	5	25	61	40	101
	6	26	62	36	98
Burgundy	1	28	61	29	90
	2	28	48	52	100
	3	26	68	35	103
	4	27	55	44	99
	5	28	63	38	101
	6	27	60	42	102
Gascony	1	26	46	41	87
	2	27	83	8	91
	3	29	67	19	86
	4	20	47	24	71
	5	28	84	11	95
	6	18	37	28	65

Table S2: Models with the Smouse distance for each sex, analytical approach and region. Models lower by 2 AIC points from the null model are displayed; variable(s) selected, effect(s), p-value(s) and R_m^2 , R_c^2 and ρ are given. For least cost path and circuit theory, the models tested were univariate. In strip-based analyses, we tested for multivariate models; if more than one variable was selected, R_m^2 , R_c^2 and ρ correspond to the best additive model.

	MALES						FEMALES					
	Variable	Eff.	p	R_m^2	R_c^2	ρ	Variable	Eff.	p	R_m^2	R_c^2	ρ
Circuit theory												
Aquitaine	null			0.000	0.000	0.32	null			0.000	0.092	0.27
Burgundy	null			0.000	0.051	0.31	null			0.000	0.030	0.27
Gascony	null			0.000	0.000	0.30	null			0.000	0.025	0.26
Least cost path												
Aquitaine	%g.strip	+	*	0.002	0.002	0.32	%arable	-	**	0.049	0.136	0.26
Burgundy	null			0.000	0.051	0.31	null			0.000	0.030	0.27
Gascony	null			0.000	0.000	0.30	%w.edge	-	**	0.025	0.025	0.26
Strip-based method												
Width: 200 m												
Aquitaine	%arable	-	*	0.002	0.002	0.32	null			0.000	0.092	0.27
Burgundy	null			0.000	0.051	0.31	null			0.000	0.030	0.27
Gascony	#wood	+	*	0.002	0.002	0.30	null			0.000	0.025	0.26
Width: 500 m												
Aquitaine	%arable	-	*	0.003	0.003	0.32	null			0.000	0.092	0.27
Burgundy	null			0.000	0.051	0.31	null			0.000	0.030	0.27
Gascony	#grassld	+	*	0.002	0.002	0.30	null			0.000	0.025	0.26
Width: 1000 m												
Aquitaine	%arable	-	**	0.006	0.006	0.32	null			0.000	0.092	0.27
Burgundy	null			0.000	0.051	0.31	null			0.000	0.030	0.27
Gascony	%road	+	*	0.003	0.005	0.30	null			0.000	0.025	0.26

¹ Variable selected. Arable=arable lands, grassld=grasslands, g.strip=grassy strips, road= roads, wood=woodlands, w.edge= woodland edges. %: proportion of the respective habitat; #: patch density of the respective habitat.

² Effect: - = limits gene flow, + = enhances gene flow.

Significance levels: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

R_m^2 , R_c^2 : marginal and conditional coefficients of determination for the Nakagawa and Schielzeth (2013) generalized mixed-effect model.

ρ : proportion of the total variance that results from the correlation between two pairwise observations involving a common location, with the maximum value of 0.5 occurring when the individual inter-location effect is large.

Table S3: Characteristics of the 15 microsatellites loci developed for *Maniola jurtina* by Ecogenix based on the fragment analysis of 15 individuals.

Locus	Primer sequences 5'-3'	Repeat type	Allele range size	No. of alleles
Mj0008	CGTGTGCGCTAAACCACATC TGGCAACCCTAAACCCTACG	(ACAT) ₇	88-147	3
Mj3956	CAACATCGGGAGTCGAAACG CTCAGCCAGGATACCCACTC	(GATA) ₇	109-140	5
Mj5331	TTAGACCGTGATCCCACTGC ATTCGATAGGCAACGAGGC	(TATC) ₁₀	114-170	11
Mj5287	GCTAGCTCGTGGGTACTCTG CTCCAAGCAATAAGACCGCC	(GATA) ₁₁	155-220	7
Mj7232	AAGTTACAAGAGCGTTGGCG GCGGGAACCTTGGGTTTTTC	(CTGT) ₇	156-217	9
Mj4870	ATGATCCATAGCTGCGTTGC CTCCTTAGCGCTTACACGTC	(ATGT) ₇	167-180	4
Mj7132	ATCTGCGGATTTGCAGTTGG CACTATTGAGCACGTGTGTCC	(TATG) ₈	167-196	11
Mj5522	TGATCTTTGCCAGCAGGAAC AGTGTAAGCTGGCCCTAAAC	(GATA) ₈	169-212	9
Mj3637	CTTCCGCAAATAACGTCTGC AGATACTCCATTGACCCGGC	(TCTA) ₇	171-195	5
Mj5647	GCGTTCTGATTACCACCTG GCGACAGTCCCCTAAGATCG	(TATG) ₁₃	177-241	9
Mj0247	ATTCCACAAACGAGCCAACG ACTCCGATGGTAAGAGGTGC	(GATG) ₈	184-276	13
Mj2410	TAATTAGAGTTTGC GCGGGG CGCACACCGCAGTATAAGTG	(TGTA) ₇	192-241	9
Mj5563	CGGTTTTGCCGATAGCGTAG CGCAAGGCAATAGACCACTC	(ATCT) ₇	200-379	16
Mj0272	GTTGCATTGGCACACTCCTC CAGCTGCACACTACGACAAG	(AGAT) ₇	208-238	8
Mj0283	CCCTTAGAATAAGAACTCGGCTC TGTTGCGCATGCTTAGTCC	(AGAT) ₉	214-246	7

Partie II : Inférer la résistance des milieux à la dispersion du Myrtil par la génétique du paysage

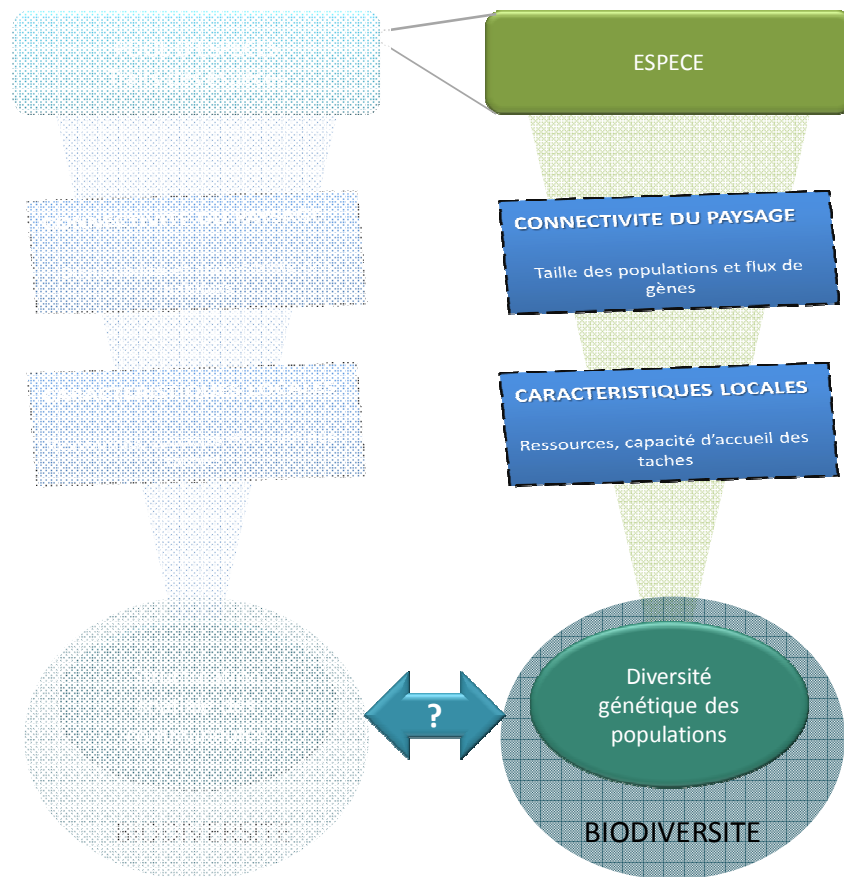
Table S4: Pairwise Fst between study landscapes. All individuals per landscape are pooled (males and females). Intra-regional comparisons are in bold

		AQUITAINE						BURGUNDY						GASCONY					
		A1	A2	A3	A4	A5	A6	B1	B2	B3	B4	B5	B6	G1	G2	G3	G4	G5	G6
AQUITAINE	A1	0																	
	A2	0.002	0																
	A3	0.004	0.003	0															
	A4	0.003	0.002	0.002	0														
	A5	0.003	0.002	0.003	0.003	0													
	A6	0.005	0.004	0.005	0.006	0.005	0												
BURGUNDY	B1	0.006	0.004	0.006	0.006	0.004	0.010	0											
	B2	0.005	0.004	0.006	0.005	0.004	0.010	0.004	0										
	B3	0.005	0.004	0.005	0.005	0.004	0.009	0.003	0.003	0									
	B4	0.010	0.007	0.006	0.008	0.007	0.006	0.008	0.010	0.008	0								
	B5	0.010	0.007	0.007	0.009	0.007	0.006	0.009	0.010	0.008	0.002	0							
	B6	0.010	0.008	0.009	0.010	0.007	0.006	0.009	0.012	0.009	0.003	0.003	0						
GASCONY	G1	0.007	0.005	0.006	0.007	0.006	0.003	0.011	0.011	0.010	0.005	0.004	0.004	0					
	G2	0.007	0.006	0.006	0.007	0.005	0.004	0.012	0.011	0.010	0.005	0.005	0.007	0.004	0				
	G3	0.007	0.006	0.005	0.006	0.006	0.004	0.010	0.011	0.011	0.005	0.007	0.006	0.005	0.004	0			
	G4	0.006	0.004	0.005	0.005	0.005	0.004	0.010	0.009	0.009	0.005	0.006	0.006	0.003	0.005	0.003	0		
	G5	0.007	0.006	0.004	0.005	0.005	0.005	0.011	0.010	0.010	0.005	0.006	0.007	0.005	0.004	0.004	0.003	0	
	G6	0.008	0.007	0.007	0.007	0.006	0.005	0.011	0.012	0.011	0.006	0.006	0.005	0.005	0.006	0.004	0.004	0.004	0

Partie III : La diversité génétique du Myrtil décroît avec l'isolement des habitats et l'intensité de gestion



La diversité génétique du Myrtil décroît avec l'isolement des habitats et l'intensité de gestion



La fragmentation des habitats est connue pour avoir des conséquences néfastes sur la biodiversité, notamment en milieu agricole. La réponse de la diversité spécifique à la fragmentation est bien documentée, *a contrario*, la réponse de la diversité génétique, une autre composante de la biodiversité, a été beaucoup moins étudiée.

Dans cet article nous avons examiné l'influence de la composition du paysage et de la connectivité des habitats sur la diversité génétique du Myrtil. En croisant les données récoltées pour les deux parties précédentes, nous avons également pu estimer l'influence des caractéristiques locales et de la taille de population sur la richesse allélique, et nous avons testé l'hypothèse de corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique.

Aucun des estimateurs de la taille de population n'explique la diversité génétique, et la diversité allélique ne co-varie pas avec la diversité spécifique. La diversité génétique locale augmente avec la connectivité aux boisements et décroît avec la proportion de terres arables dans un rayon de 250 m et avec la fréquence de fauche de la prairie. A l'échelle du paysage d'étude, la quantité d'éléments linéaires enherbés accroît la diversité génétique du Myrtil.

Les résultats montrent que même une espèce commune, abondante, avec des capacités de dispersion intermédiaires et des exigences écologiques relativement faibles, peut souffrir de la perte de connectivité et de la dégradation de ses habitats.

HABITAT ISOLATION AND MANAGEMENT INTENSITY DECREASE GENETIC DIVERSITY IN THE MEADOW BROWN BUTTERFLY (MANIOLA JURTINA)

Anne Villemey^{1*}, Murielle Richard², Annie Quin^{3,4}, Inge van Halder^{5,6}, Virginie Marie Stevens^{2,7}, Michel Baguette^{2,8}, Philip Roche⁹, Frédéric Archaux¹

1: National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea), UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

2: CNRS USR 2936, Station d'Ecologie Expérimentale du CNRS, route du CNRS, 09200 Moulis, France

3: INRA Toulouse, UMR DYNAFOR, Chemin de Borde Rouge, 31326 Castanet Tolosan, France

4: University of Toulouse, INP-ENSAT, UMR DYNAFOR, BP 32607, 31326 Castanet Tolosan, France

5: INRA, UMR 1202 BIOGECO, 69 route d'Arcachon, 33610 Cestas, France

6: University of Bordeaux, UMR 1202 BIOGECO, Allée Geoffroy St-Hilaire, 33615 Pessac, France

7: Université de Liège, FRS-FNRS, 22 quai van beneden, 4020 Liège, Belgium

8: Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR 7205 Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, rue Saint-Hilaire, 75005 Paris, France

9: National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea), UR EMAX, 3275 route de Cézanne, CS 40061, 13182 Aix-en-Provence Cedex 5, France

* Corresponding author.

Abstract

Habitat fragmentation is known to have detrimental effects on biodiversity. Agricultural landscapes are characterized by discrete patches of perennial and semi-natural habitats which are usually isolated. Species diversity response to fragmentation has been extensively documented in farmland, but genetic diversity - another component of global biodiversity - has received less attention.

In this study, we focused on the response of meadow brown butterfly genetic diversity to landscape composition and habitat connectivity (graph theory). Genetic samples (N=1681) were collected in three contrasted regions in France within six 5 x 5 km replicated landscape samples per region. We took advantage of extra information on a subset of locations to assess the effects of population size and local habitat characteristics on allelic richness and to test the species genetic diversity correlation hypothesis.

None of our proxies for population size fit genetic diversity and genetic diversity do not covary with species diversity. We found that local genetic diversity increased with woodland connectivity and decreased with the proportion of arable land and mowing frequency. At the landscape sample level, the proportion of linear landscape elements (grassy strips) enhanced genetic diversity.

Our results underscore that even common abundant species with intermediate dispersal capacities and broad ecological niches may suffer negative genetic effects due to habitat fragmentation and degradation, which may lead to reduced fitness and evolutionary potential.

Keywords: allelic richness, graph theory, habitat quality, landscape connectivity, *Lepidoptera*

Introduction

Fragmentation of natural habitats and degradation of their quality are major challenges in conservation biology and are among the leading threats to biodiversity (Fahrig 2003). The negative effects of fragmentation result from the decrease in overall habitat availability and changes in the spatial configuration of existing habitat (McGarigal and Cushman 2002). Both theoretical and empirical studies show that habitat fragmentation can erode species richness (Debinski and Holt 2000; Fahrig 2003), but intraspecific variability may also suffer (Aguilar et al. 2008; Dixo et al. 2009; Méndez et al. 2014). Locally, a small patch supports a smaller effective population (Frankham 1996; Waits and Epps 2015), particularly if habitat quality decreases along with fragmentation. At the landscape level, habitat isolation decreases inter-population connectivity due to reduced colonization rates and gene flow (Templeton et al. 1990; Waits and Epps 2015). Maintaining high levels of genetic diversity is crucial for the fitness of individuals (Johansson et al. 2007; Lowe et al. 2005; Reed and Frankham 2003; Vandewoestijne et al. 2008), for evolutionary capacity – *i.e.* the potential to adapt to environmental changes - and ultimately, for the persistence of populations and species (Frankham 2005, 2015; Hughes and Stachowicz 2004). It is therefore essential to quantify how variations in landscape and in local factors affect observed levels of genetic diversity in wild populations.

In European agricultural landscapes, semi-natural habitats such as grasslands and woodlands became fragmented when agricultural practices intensified after the Second World War. This resulting homogenization and transformation of farmlands caused a decline in the abundance and diversity of both plants and animals (Donald and Evans 2006; Fahrig 2003; Nichols et al. 2007), and insects (Hunter 2002) such as butterflies (EEA 2013; van Dyck et al. 2009). The effects of habitat fragmentation on butterfly species occurrence and community diversity have been extensively studied, and a negative trait-dependent effect of isolation on species richness and abundance clearly shown (Brückmann et al. 2010; Ekroos et al. 2013; Marini et al. 2014; Öckinger et al. 2012; Öckinger and Smith 2007; Soga and Koike 2013). The impact of habitat fragmentation on butterfly genetic diversity, on the other hand, has been less frequently investigated. Globally, it seems that well-connected habitats have a positive effect on genetic diversity (Benedick et al. 2007; Collier et al. 2010; Keyghobadi et al. 2005; Schoville et al. 2012; Wells et al. 2009; Williams et al. 2003), whereas the response to population size and resource availability is less clear. Indeed, few studies revealed a positive relationship (Harper et al. 2003; Schmitt and Seitz 2002; Vandewoestijne et al. 2008), whereas more did not detect any effect (Bossart and Antwi 2013; Habel et al. 2014; Keyghobadi et al. 2005; Krauss et al. 2004; Schoville et al. 2012). Even results for the same species are sometimes inconsistent between studies. As an example, Krauss et al. (2004) detected a negative effect of patch isolation on *Polyommatus coridon* genetic diversity whereas isolation had no effect on the species in another study (Habel et al. 2014); population size increased diversity in Schmitt and Seitz (2002) but not in Krauss et al. (2004) nor in Habel et al. (2014). Empirical and theoretical studies further suggest that intra- (genetic diversity) and inter- (species richness) specific diversity can co-vary, the environmental conditions supporting high genetic diversity in a given species being also favorable to the coexistence of different species (Vellend and Geber 2005). These two levels of diversity may be correlated via parallel processes (Vellend 2010), or because of the direct effects of one level of diversity on the other (Vellend and Geber 2005).

In our study, we focused on the effects of habitat fragmentation on meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*) genetic diversity. *M. jurtina* is a widespread butterfly species inhabiting semi-natural grasslands, hedges, woodland edges and, to a lesser extent, grassy field margins and road verges. Despite its intermediate dispersal capacity and relatively large ecological amplitude, *M.*

jurtina has declined over the last decades (EEA 2013) mainly because of the rarefaction of semi-natural grassy habitats.

To assess to effects of landscape factors on meadow brown butterfly genetic diversity, we collected genetic samples in three contrasting regions in France, with six replicated landscapes per region. Using microsatellite loci, we related genetic diversity with land use proportions and habitat connectivity at both the landscape and local level. Connectivity was quantified according to a graph theoretic assessment of the spatial distribution of habitat patches (Saura and Pascual-Hortal 2007; Urban and Keitt 2001). A parallel study on butterfly communities in the same landscape samples (Villemey et al. 2015) gave us additional information (butterfly community composition and habitat quality) on a subset of locations. We took this opportunity to assess the effects of population size and habitat quality on *M. jurtina* genetic diversity and to test the species genetic diversity correlation hypothesis on locations where both genetic and community surveys had been done.

Our objective was to address the following questions:

- (1) Does genetic diversity depend on landscape composition and habitat connectivity?
- (2) Does genetic diversity increase with population size?
- (3) Is local genetic diversity influenced by habitat quality?
- (4) Do genetic diversity and species diversity co-vary?

Methods

Study site and species

Our study took place in three contrasting agricultural regions in France (Figure 28). The northernmost region, Burgundy, is dominated by annual crops (cereals, corn, and oilseed). The second region, Aquitaine, is characterized by vineyards interspersed with patches of woodland and grassland. The southernmost region, the hills and valleys of Gascony, is a crop-livestock farming system with many small woody parcels embedded in a mosaic of crops, grasslands and hedges.

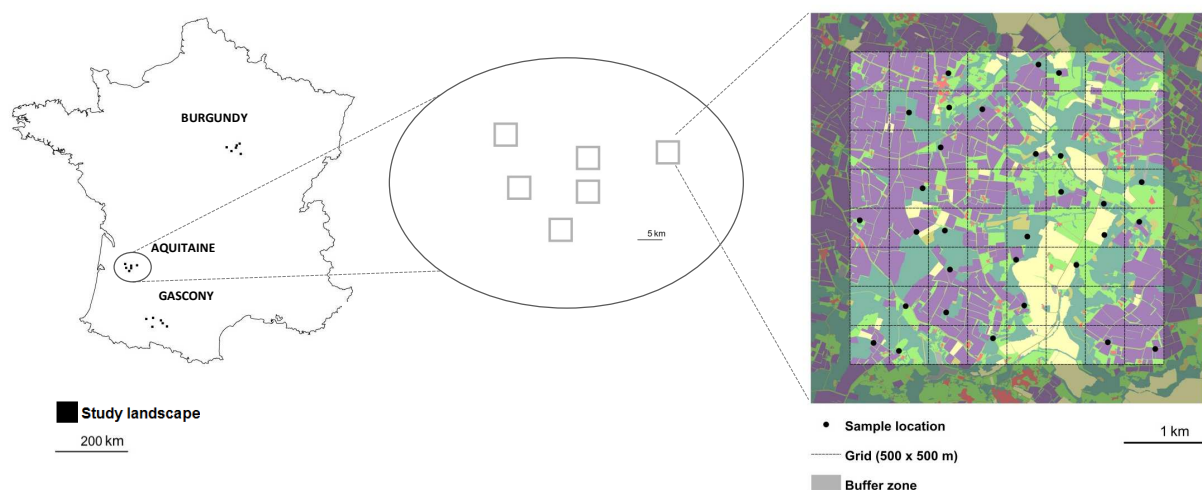


Figure 28: Sampling design. Three regions and six 5 x 5 km landscape samples per region were considered. In each landscape sample, genetic sample locations were randomly located on a regular 500 x 500 m grid placed 500 m from the border.

We studied *M. jurtina*, a widespread univoltine species in Europe. *M. jurtina* inhabits a wide range of grassland habitats: meadows, road verges, glades, hedgerows and forest paths, where its caterpillars feed on a variety of grasses (*Agrostis spp.*, *Festuca spp.*, Brakefield 1982). Although it is one of the most widespread and abundant butterflies in France (Manil et al. 2015), *M. jurtina* has declined over the two last decades (EEA 2013) and is suffering from habitat loss in intensively cultivated landscapes where the patchiness of suitable remnant habitats makes dispersal ability crucial (Delattre et al. 2013). The meadow brown butterfly is an intermediate disperser with mean dispersal distances ranging from 50 to 300 m depending on the studies (reviewed in Schneider 2003).

Collecting the genetic samples

In all three regions, we used a landscape level sampling design with six replicated 5 x 5 km landscapes per region. We were careful to select landscape samples with approximately the same amount of grassland, woodland and built-over areas within each region (see Appendix S1 for the methodology applied to select the landscape samples and for the main characteristics of these landscapes). The distribution of *M. jurtina* is continuous rather than patchy, so delineating population boundaries is particularly challenging. We therefore based our sampling design on individuals. In each of the 18 landscapes, our objective was to collect tissue from two males and two females at 25 locations randomly selected on a regular 500 x 500 m grid (Figure 28). The grids were placed 500 m from the border of the landscape samples to limit border bias effect on the calculation of landscape metrics (Koen et al., 2012). If fewer than four samples were collected at the selected locations, additional locations were chosen to obtain 100 genetic samples per landscape sample. Samples were collected in summer 2013 by removing a leg of the butterfly, which was stored in 95% EtOH at -20 °C until DNA extraction.

In summer 2013, we collected a total of 1681 samples on 469 locations, with on average 94 meadow brown butterflies per landscape sample. At each genetic sample location, we collected from one to seven *M. jurtina* (mean=3.7) with 1.9 males for 1.0 female (Table S1), despite our wish to have a sex-balanced sampling design.

Microsatellite analysis and genotyping

We extracted total DNA from the individual butterflies with the DNeasy Blood and Tissue kit (Qiagen, Valencia, CA). Before enzymatic digestion, each butterfly leg was cut into four to eight pieces to facilitate DNA extraction. Loci were recently developed by ECOGENICS GmbH (<http://www.ecogenics.ch>; Zürich, Switzerland). We amplified fifteen polymorphic microsatellite loci (Mj0008, Mj5287, Mj5647, Mj5563, Mj7132, Mj0247, Mj3956, Mj5522, Mj7232, Mj0283, Mj2410, Mj3637, Mj4870, Mj5331, Mj0272) against all DNA templates. Polymerase chain reaction (PCR) conditions were set on a Senso Quest thermal cycle as follows: initial denaturation 10 min at 94 °C; 10 cycles of 1.5 min at 56 °C, 25 cycles of 30 s at 56 °C, and 30 s at 72 °C; final elongation of 5 min at 72 °C. Total reaction volume was 5 µL, of which 1 µL was DNA. PCR products were run on an ABI 3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems) with the GeneScan-500 LIZ size standard. We performed genotyping and manually confirmed all peaks with GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems).

Genetic analyses

We tested for linkage disequilibrium among pairs of loci with Genepop (Rousset 2008). We used the R package 'popgenreport' (Adamack and Gruber 2014) to obtain the number of alleles per marker and to discard loci with high null allele frequency rates (>0.2). Indeed, null alleles are known to be frequent in *Lepidoptera* (Nève and Megléc 2000).

There was not significant linkage disequilibrium between pairs of loci but locus Mj2410 showed sex linkage: all females were homozygote. Evidence of high frequency of null alleles (> 0.2) was detected at loci: Mj5522, Mj5287, Mj5647, Mj3956, Mj0272, Mj5563, Mj0283 and Mj3637; we therefore deleted these markers. False homozygote genotypes stemming from null alleles can bias the genetic diversity index. This is particularly problematic with individual-based sampling because there is no available method to correct for null alleles frequency *a posteriori*. To maximize both statistical power and genetic diversity accuracy, we created two sets of loci: a set of six loci with less than 20% of null alleles, and one set of three loci with less than 10 % of null alleles (Tableau 8). Only complete genotypes for the three selected microsatellite markers were analyzed leading to a total sample size of 1617 individuals.

Tableau 8: Main characteristics of the 6 selected microsatellite markers for *M. jurtina*. Number of alleles, null allele frequencies, expected and observed heterozygosity (He and Ho) are given for males and females. In bold, the 3 loci with less than 10% of null alleles.

	No. of alleles	Null allele rate	He	Ho
Mj0008	10	0.01	0.10	0.09
Mj7132	21	0.06	0.86	0.75
Mj0247	62	0.10	0.95	0.78
Mj7232	19	0.14	0.84	0.62
Mj4870	14	0.17	0.70	0.45
Mj5331	27	0.03	0.91	0.86

For both sets of loci (3 and 6 loci), we used popgenreport to estimate genetic diversity through allelic richness (AR). Among the variety of genetic diversity indices, allelic richness does not rely on the Hardy-Weinberg equilibrium assumption; furthermore, rarefaction is used in the calculation to account for differences in sample sizes. We calculated allelic richness following El Mousadik and Petit (1996), based on the rarefaction method developed by Hurlbert (1971). Under this method, allelic richness at locus AR[g] corresponds to the number of different alleles found when g gene copies - the specified sample size: the smallest number of alleles seen in a sample across all populations - are sampled at this locus. If a total of N (N > g) gene copies are examined at this locus, the expected number of different alleles in a sample of size g may be obtained by:

$$AR[g] = \sum_i \left[1 - \binom{N - N_i}{g} / \binom{N}{g} \right]$$

where N_i represents the number of occurrences of the i^{th} allele among the N sampled gene copies. Depending on the hypothesis we were testing, we computed allelic richness at the landscape level (all samples collected in a landscape sample of 5 x 5 km), or at the local level (in this case, we only kept locations where more than three individuals had been collected).

Landscape characteristics

Landscape composition and connectivity analysis required consistent land cover maps at fine scale that were not currently available in the studied regions. Thus, we combined available national GIS data to obtain a preliminary land use map for all the landscape samples (see Appendix S1 for details). These preliminary maps were then corrected and updated with aerial photographs (BD ortho®, IGN 2009-2012) and field observations (in 2013). The final maps distinguished 7 land cover categories: woodlands, semi-natural grasslands, arable land, roads, built-over areas, grassy strips (road verges, grassy field margins and green lanes) and vineyards/orchards.

We estimated landscape composition for each landscape sample (further named landscape level) and within 100-, 250- and 500-m radius circles around each sampling point. We determined the proportion of woodlands, grasslands, arable lands, built-over areas, roads, grassy strips and the combined proportion of arable lands, vineyards and orchards (hereafter called 'cultivated areas').

To characterize habitat connectivity, we took into consideration grassland patches, but also woodland elements as potential suitable habitats and mobility areas. *M. jurtina* is considered to be an open habitat butterfly, but evidence shows that it benefits from hedgerows, woodland edges, forest tracks and open forest stands (Dover 1996). We estimated connectivity indices according to the graph theory (Urban and Keitt 2001) with the Graphab software (Foltête et al. 2012). For both grassland and woodland, we designed a complete graph on a binary map (habitat/non habitat) with a four-neighbor connexity option. We modelled dispersal with (1) an inverse exponential function with the Euclidian distance, (2) a decay rate assuming 5% of individuals dispersing at 500 m, and (3) a patch capacity proportional to patch area. At the landscape level (whole landscape sample), we calculated the global metric 'probability of connectivity' (Saura and Pascual-Hortal 2007). To obtain connectivity values at the local level, we calculated the delta metric dPC-Flux for each patch (Saura and Rubio 2010); then, we interpolated individual patch connectivity values to the rest of the landscape with the same inverse exponential function used for the calculation of the metric at the point level in order to obtain a continuous connectivity layer.

Community survey design

Besides the genetic sampling, we performed in summer 2014 a survey of butterfly and burnet moth species abundances within grassland patches and grassy linear elements in the same landscape samples. In each landscape sample, we recorded butterflies in eight grasslands and eight linear elements (road verges and grassy strips) along a grassland connectivity gradient determined using the continuous connectivity layer. At each sampling location, one observer recorded butterflies (*Rhopalocera*) and burnet moths (*Zygenidae*) along a 5 x 100 m transect following a standardized transect count method (Pollard 1977; Pollard and Yates 1993). Each transect was surveyed three times in 2014 (the first visit between May and mid-June, the second between mid-June and mid-July, and the third between mid-July and the end of August). Each survey lasted 10 minutes and took place under favorable weather conditions, following Pollard (1977). Extensive details about the sampling design and the field work protocols can be found in Villemey et al. (2015).

Our two studies (genetics and community) shared 32 locations: 27 grasslands and five linear elements. Accordingly, to avoid a potential confounding effect of the type of element under study, we only retained the grassland locations to assess the effects of population size and habitat quality on local-level genetic diversity.

Species richness

At the local level, we estimated species richness by pooling all species recorded on a given transect for the three replicate surveys. At landscape level, we considered all the species recorded during the three replicate surveys on all transects located in the landscape sample.

Population size

Meadow brown butterfly abundances were obtained from the community survey.

At local level, (1) we summed up all *M. jurtina* individuals recorded on each transect and used this figure as a measure of population density. In addition, we used patch size of the surveyed grassland and its log transformation as proxies of population size. We defined patch size (2) as either a continuous area of adjacent grassland plots or (3) as a continuous area of grassland plots separated by less than ten meters (hereafter called 'expanded patch size'). Finally, we calculated two other proxies for population size: we multiplied the density of meadow brown butterflies on a transect by (4) the patch size and (5) the expanded patch size.

At the landscape level, (1) we calculated the average number of *M. jurtina* individuals recorded per transect (transects in both grasslands and linear habitats). In addition, we calculated two proxies for population size: (2) we multiplied the mean density of meadow brown butterflies on grassland transects by the area of the grasslands in each landscape sample, and (3) we summed this estimated abundance of meadow brown butterflies on grasslands with the estimated abundance of the species on the linear elements in the landscape (i.e. the mean density of meadow brown butterflies on linear elements multiplied by the area of the linear elements in the landscape).

Local habitat characteristics

We developed two nectar availability indicators. : First, we visually estimated the mean cover of all blooming flowers within the 5 x 100 m surface at each of the three visits on a scale with 1% steps below 10%, and with 10% steps above 10%. Secondly, to obtain a more integrative indicator, we estimated plant richness based on the recorded presence of all plant species in one 1 x 50 m band per transect.

We did not include an index of host plant availability in our study because meadow brown butterflies oviposit on a wide range of grass species, so that host plant availability is not a limiting factor in grasslands.

We estimated management intensity with two proxies: (1) mean vegetation height, estimated from five measurements along the transect at each visit (Stewart et al. 2001), and (2) the number of mowing events during our field work period, recoded as "no mowing" or "at least one mowing", to allow for comparison between regions.

Because nitrogen deposition can have a detrimental effect on butterflies (Feest et al. 2014), we used the sum of the Ellenberg N indicator values (Ellenberg et al. 1992) of the recorded plants weighted by their relative cover as a surrogate for soil nutrient condition on each transect.

Statistical analyses

At landscape level, we evaluated the effect of landscape composition, habitat connectivity and population size on global meadow brown butterfly genetic diversity by comparing linear mixed models (Gaussian distribution, identity link) to the null model where region was included as a random effect. The response variable was the allelic richness per landscape and the explanatory variables were the proportion of woodlands, grasslands, arable lands, built-over areas, roads, grassy strips and

cultivated areas; grassland and woodland connectivity (log transformed); and meadow brown butterfly population size proxies (Tableau 9).

At the local level, we evaluated the effects of landscape composition and habitat connectivity on local-level genetic diversity by comparing linear mixed models (Gaussian distribution, identity link) to the null model where the landscape samples nested in 'region' were included as random factors. The explanatory variables tested were the proportion of woodlands, grasslands, arable lands, built-over areas, roads, grassy strips and cultivated areas within 100-, 250- and 500-m-radius circles from the center point, and log-transformed grassland and woodland connectivity (Tableau 9).

To assess the effects of population size and resource availability on local-level genetic diversity, we selected the grasslands where both genetic sampling and community surveys had been carried out. We compared linear mixed models (Gaussian distribution and identity link) to the null model where the landscape samples nested in 'region' were included as random factors. The explanatory variables tested were: population size proxies, flower cover, plant species richness, vegetation height, mowing frequency and soil nutrient level. Because we suspected landscape context to have an influence on local genetic diversity, we also included the landscape variables tested above in the model selection process (*i.e.* proportion of woodlands, grasslands, arable lands, built-over areas, roads, grassy strips and cultivated areas in 100-, 250- and 500-m-radius circles, and log-transformed grassland and woodland connectivity, Tableau 9).

In all models, continuous explanatory variables were center-scaled.

We tested the correlation between allelic richness and species diversity at local and landscape level with Spearman's product moment correlation coefficient.

All the statistical analyses were performed with the R 3.0.2 software (R Core Team 2013).

Tableau 9: Hypothesis tested, datasets used, sample size and variables tested.

Hypothesis tested	Dataset	N	Landscape variables	Population size variables	Habitat quality variables
Genetic diversity depends on landscape composition, connectivity (quest. 1), and <i>M. jurtina</i> population size (quest. 2).	Allelic richness at the landscape level	18	<ul style="list-style-type: none"> - Proportion of land uses - Woodland connectivity - Grassland connectivity 	<ul style="list-style-type: none"> - <i>M. jurtina</i> population size proxies 	none
Genetic diversity depends on landscape composition and connectivity (quest. 3).	Allelic richness at the local level	355	<ul style="list-style-type: none"> - Proportion of land uses in 100 m - Proportion of land uses in 250 m - Proportion of land uses in 500 m - Woodland connectivity - Grassland connectivity 	none	none
Genetic diversity depends on habitat characteristics (quest. 3), and <i>M. jurtina</i> population size (quest. 2).	Allelic richness at the local level where both genetic and communities surveys took place	27	<ul style="list-style-type: none"> - Proportion of land uses in 100 m - Proportion of land uses in 250 m - Proportion of land uses in 500 m - Woodland connectivity - Grassland connectivity 	<ul style="list-style-type: none"> - <i>M. jurtina</i> population size proxies 	<ul style="list-style-type: none"> - Plant diversity - Flower cover - Vegetation height - Mowing - Nutrient level

Results

Genetic diversity and landscape characteristics

At landscape level, allelic richness estimated with both loci sets (3 and 6 loci) increased with the proportion of grassy strips (Tableau 10, Figure 29). At the local level, woodland connectivity had a very weak positive effect on genetic diversity (3 loci, Tableau 10, Figure 30), while the proportion of arable lands within 250 m decreased allelic richness (6 loci, Tableau 10, Figure 31).

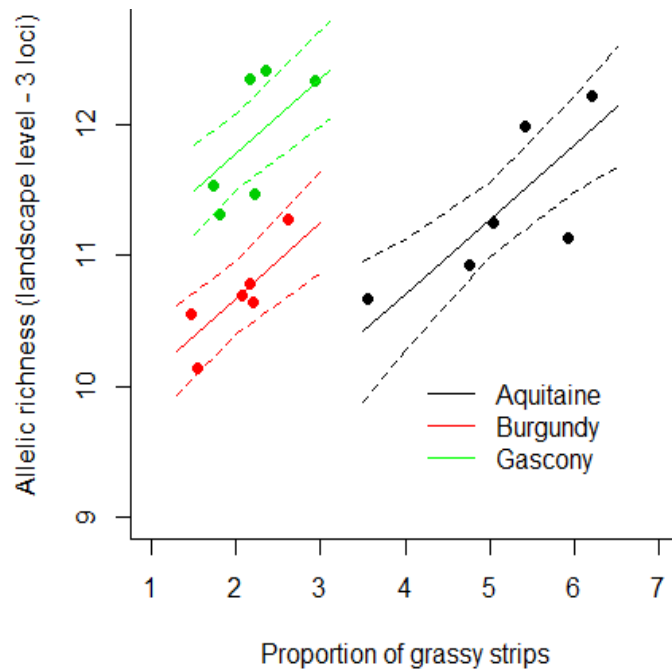


Figure 29: Relationship between allelic richness (3 loci) and the proportion of grassy strips at the landscape level in the three regions. Filled circles represent observed values; solid lines, estimates from the best model; and dashed lines, 95 % confidence intervals.

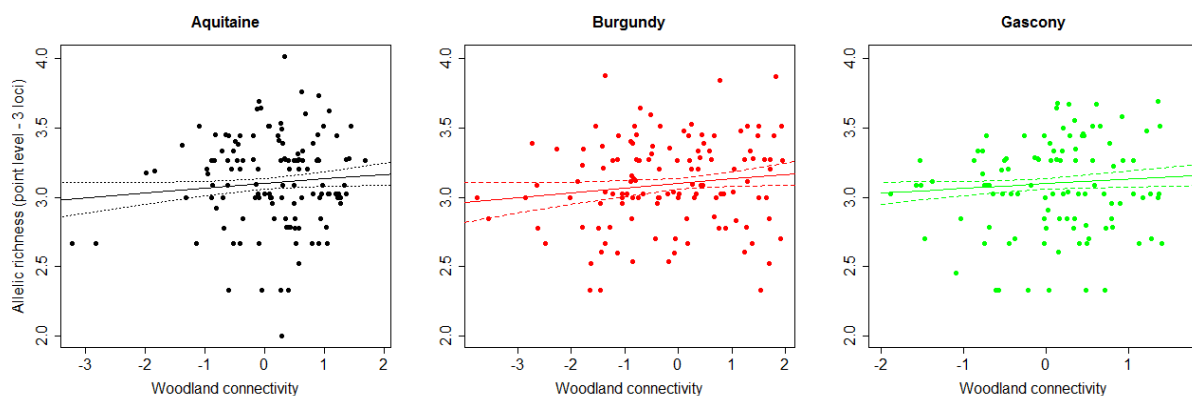


Figure 30: Relationship between allelic richness (3 loci) and woodland connectivity ($\log(dPC_flux)$, center-scaled) at the local level in the three regions showing observed values (filled circles), estimates from the best model (solid lines) and 95 % confidence intervals (dashed lines).

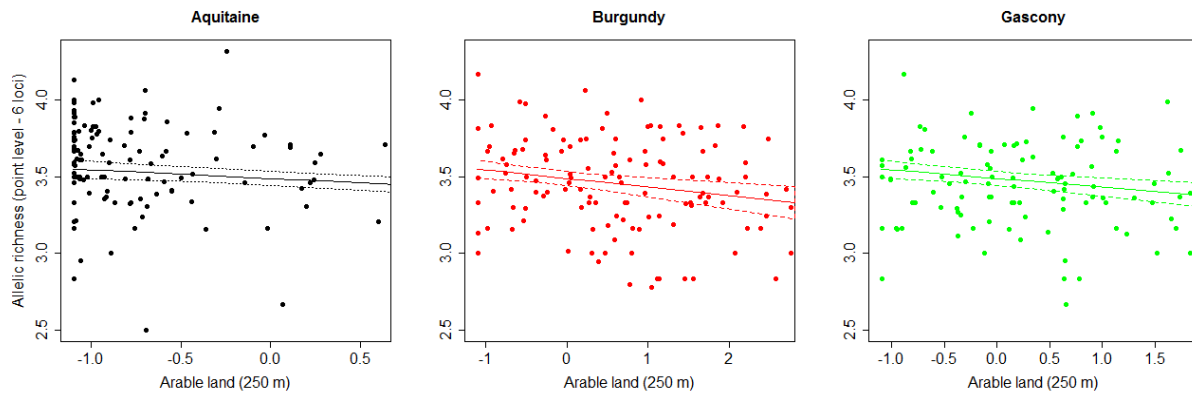


Figure 31: Relationship between allelic richness (6 loci) and proportion of arable lands in 250 m (center-scaled) in the three regions with observed values (filled circles), estimates from the best model (solid lines) and 95 % confidence intervals (dashed lines).

Genetic diversity and population size

Contrary to our expectations, genetic diversity did not increase with population size at the landscape level nor at the local level (Tableau 10). Patch size, expanded patch size and their log-transformations, as proxies of population size, did not correlate with local genetic diversity (Tableau 10).

Genetic diversity and local characteristics

Flower cover, plant diversity, nitrogen index and landscape characteristics did not significantly affect genetic diversity (Tableau 10), but genetic diversity decreased with the mowing frequency during the field work period (3 loci, Tableau 10, Figure 32).

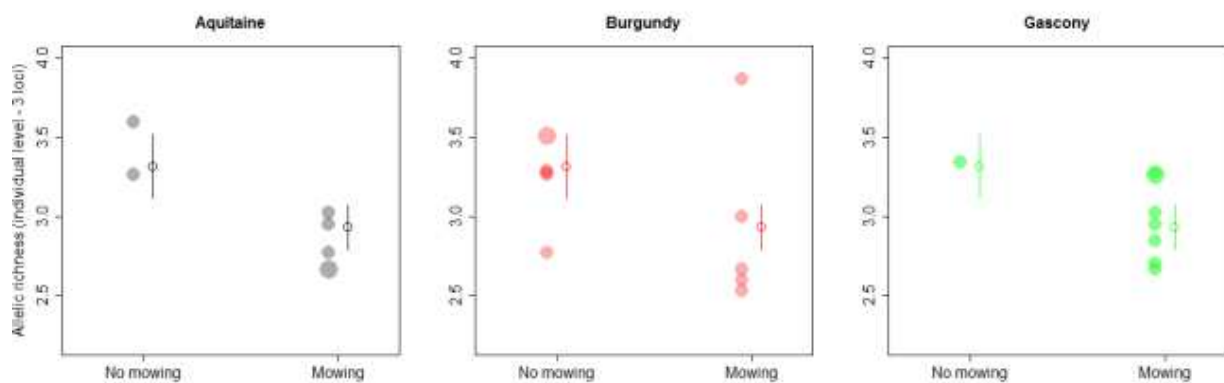


Figure 32 : Allelic richness (3 loci) of *M. jurtina* at the local level with the occurrence of mowing event(s) during the field work season in the three regions. Observed values (filled circles, size is proportional to the number of locations), model estimates (open circles) and 95 % confidence intervals (vertical bars) are shown.

Tableau 10: Best models and models lower than 2 AICc points from the null model, dataset used, number of loci to compute allelic richness, fixed effect(s), random effect(s), AICc, AICc of the null model, and adjusted R² are displayed. See Figure 29, Figure 30, Figure 31, and Figure 32 for illustrations.

Dataset	Nb loci	Fixed effects	Random effect	AICc	AICc null	Adj. R ²
Allelic richness at the landscape level	3	Grassy strip 0.79 (se: 0.214)	Region	34.3	39.5	0.62
	6	Grassy strip 0.43 (se: 0.145)	Region	27.8	31.6	0.66
Allelic richness at the local level	3	Woodland connectivity 0.034 (se: 0.017)	Landscape in region	235.5	237.2	0.03
	6	Arable lands 250 m -0.06 (se: 0.016)	Landscape in region	125.5	133.3	0.16
		Arable lands 500 m -0.06 (se: 0.016)	Landscape in region	128.7	133.3	0.13
Allelic richness at the local level where both genetic and community surveys took place	3	Mowing -0.38 (se: 0.124)	Landscape in region	23.3	28.9	0.54
	6	None	Landscape in region	20.6	20.6	0.00

Species and genetic diversity correlation

There was no significant correlation between species and genetic diversity at the landscape level (3 loci: Spearman=0.10, p=0.69, 6 loci: Spearman = -0.20, p=0.41) nor at the local level (3 loci: Spearman =0.10, p=0.63, 6 loci: Spearman =-0.11, p=0.58).

Discussion

Theory suggests that populations in small isolated patches are of reduced effective size and experience increased genetic drift, elevated inbreeding and limited gene flow from surrounding populations (Young et al. 1996). This is expected to lead to genetic erosion (Lowe et al. 2005). We tested this assumption on the meadow brown butterfly in agricultural landscapes. We found that landscape structure and patch quality influenced the genetic diversity in this common species but we could not detect correlation with population size.

We identified a high genetic diversity compared to other butterfly species (29 species reviewed in Habel and Schmitt 2012), which is in line with Schmitt et al. (2005) allozyme study on *M. jurtina*. High genetic variability coincides with the high numbers of individuals in this widespread butterfly species, its intermediate dispersal ability and its relatively large ecological amplitude (Habel et al. 2013).

No effect of population size

Despite theoretical and empirical support (Frankham 1996; Lowe et al. 2005), we were not able to detect any effect of meadow brown population size estimates on genetic diversity.

Our result concurs with the many studies that did not found positive effects of butterfly population size on genetic variability (*Aterica galene*, *Euphaedra medon*, *Gnophodes betsimena*, Bossart and Antwi 2013; *Polyommatus coridon*, Habel et al. 2014; *Parnassius smintheus*, Keyghobadi et al. 2005; *Polyommatus coridon*, Krauss et al. 2004; *Thymelicus sylvestris*, *Thymelicus acteon*, Louy et al. 2007;

Colias behrii, Schoville et al. 2012); these studies are probably more numerous than those that have detected a positive effect (*Polyommatus bellargus*, Harper et al. 2003; *Thymelicus acteon*, Louy et al. 2007; *Polyommatus coridon*, Schmitt and Seitz 2002). Such contrasting results can occur if population size estimates do not reflect effective population size or if genetic drift plays a negligible role (Waits and Epps 2015). In widespread invertebrates like *M. jurtina*, the species may be too abundant at the landscape scale, even in low-density populations, for genetic drift to be effective and hence, the species will not suffer from genetic erosion (Habel et al. 2014; Wiesner et al. 2014). Nevertheless, since our sampling protocol was not specifically designed to estimate meadow brown butterfly population size, we cannot certify that a positive relationship does not exist.

Spatial scale

We focused on the effects of landscape composition and configuration on genetic diversity at two contrasting spatial scales (landscape vs buffer zones around sampling point). Our findings indicate that genetic diversity may be more influenced by landscape factors at a relatively broad spatial scale (landscape level, Tableau 10), in accordance with Jackson and Fahrig (2014) results. However, our allelic richness calculation at the landscape level was based on 94 individuals on average, thus resulting in a better resolution to detect factors influencing genetic diversity compared to the local level index (4.1 individuals on average). We performed further analyses (random sub-sampling, results not shown) to confirm that the discrepancy did indeed result from the difference in the resolution of our genetic indices: the more numerous the individuals used to estimate allelic richness, the more it is able to inform on landscape effects.

Genetic diversity and landscape structure

Negative effects of patch isolation on butterfly genetic diversity have been repeatedly detected, e.g. *Polyommatus coridon* (Krauss et al. 2004), *Colias behrii* (Schoville et al. 2012), *Parnassius smintheus* (Keyghobadi et al. 2005), *Junonia coenia* (Wells et al. 2009), *Mycalesis orseis* (Benedick et al. 2007), *Speyeria idalia* (Williams et al. 2003) and *Theclines the albocincta* (Collier et al. 2010). In two cases only, the effect was non-significant: for *Polyommatus bellargus* (Harper et al. 2003) and *Polyommatus coridon* in Habel et al. (2014).

Grasslands are the main habitat of meadow brown butterflies; therefore, we expected genetic diversity to increase with grassland availability and/or connectivity. The lack of relationship we found at the landscape level might be related to the limited gradient of grassland cover we had (14-16 % in Aquitaine, 11-16 % in Burgundy and 16-28 % in Gascony, Appendix S2). However, at the local level, the gradient of grassland cover was far greater (within a 500-m radius, 0-52 % in Aquitaine, 0-80 % in Burgundy and 3-58 % in Gascony). The absence of a relationship between genetic diversity and grassland cover at this local scale might stem from heterogeneous grassland quality.

At landscape level, we found a positive effect of the proportion of grassy linear landscape elements on genetic diversity. Linear landscape elements enhance meadow brown dispersal (Delattre et al. 2013) and thus, can reduce the potential detrimental effect of habitat isolation on genetic diversity by increasing gene flow.

At local level, we evidenced a negative effect of the proportion of arable lands in the surroundings (set of six loci). The arable matrix is known to be of poor quality for grassland butterfly species such as the meadow brown butterfly (Dennis 2004; Dover 1996). We detected a slight positive effect of woodland connectivity on local *M. jurtina* genetic diversity (set of three loci).

Meadow brown butterflies could benefit from cooler conditions along forest edges in summer (van Halder et al. 2011); they are known to frequently perform summer diapause in woodlands, especially in southern France (Lafranchis et al. 2015).

Genetic diversity decreases with management intensity

Few studies we are aware of deal with the effect of habitat quality on local butterfly genetic diversity and none detected a habitat-quality effect (*Parnassius smintheus*, Keyghobadi et al. 2005; *Polymmatous coridon*, Krauss et al. 2004; *Colias behrii*, Schoville et al. 2012).

We found a negative effect of mowing during our field work season. This is in line with Kuflan et al. (2012) who found a greater abundance of meadow brown butterflies in extensively-managed meadows mown only once a year. Hay cutting induces drastic vegetation removal, suppresses nectar resources and can have a detrimental effect on eggs, caterpillars and chrysalids, thus reducing effective population size. Yet, mowing or grazing is necessary to maintain grasslands and so is beneficial over the long term for open habitat butterflies (EEA 2013). However, depending on mowing frequency and mowing dates, effects can differ considerably (Valtonen et al. 2006). To better investigate the effect of management intensity on *M. jurtina* genetic variability, future studies should integrate other information about agricultural practices (mowing frequency, fertilization level, grazing intensity, see Wiesner et al. 2014) and historical uses through detailed farming surveys.

Species genetic diversity correlation

The positive effect of woodlands on genetic diversity we found concurs with the results in our parallel study at the community level where species diversity was positively influenced by woodlands (Villemey et al. 2015). These concordant trends at population and community levels suggest a potential 'species-genetic diversity correlation' (Vellend et al. 2014). Unfortunately, we were not able to show any significant correlation between intra- and inter-specific diversity. Given our small data set, we cannot certify that there is no covariation between genetic and specific richness, and further research is needed to more rigorously test this hypothesis.

Conservation implications

We show that the genetic diversity of the meadow brown butterfly depends on landscape composition and configuration. Surprisingly, it was not grassland fields, the species' main habitat which mattered most, but instead, secondary habitats such as grassy strips and woodlands. However, the total area of grassland in our study represented at least 11% of the landscape sample areas; more severe fragmentation and less grassland habitat availability may potentially lead to a decrease in genetic diversity (Wiesner et al. 2014). Grassy strips may favor dispersal and hence reduce genetic drift. Conserving a functional network of small roads, green ways and grassy field margins is challenging in a context of agricultural intensification but would be beneficial because such strips support biodiversity and social services (Croxtton et al. 2005). Woodland edges can potentially provide complementary/supplementary host-plant, nectar resources and refuges for *M. jurtina*, and may increase effective population size. To enhance farmland connectivity for this species, we should consider not only grasslands but also woodland patches and linear landscape elements (Delattre et al. 2013).

We found that less intensively managed grasslands seem to favor butterfly genetic diversity; nevertheless, additional studies with better estimates of management intensity are required to check our findings. If confirmed, low-input grasslands and late mowing - agricultural practices already

shown to preserve insect communities (Börschig et al. 2013; Buri et al. 2014; Valtonen et al. 2006) - may also be beneficial for intra-specific diversity and consequently, individual fitness and evolutionary potential.

Acknowledgements

Landscape sample selection was developed in collaboration with F. Catalayud and I. Lahlou. We thank L. Barbaro, I. Bilger, B. Castagneyrol, Y. Charbonnier, A. Charneau and F. Vetillard for their participation in the field work, and Y. Paillet for his relevant comments and help with statistical analyses. We thank V. Moore for thorough language corrections on the first draft of the manuscript. This project was supported by the LEVANA project financed by the French Ministry of Environment (program DIVA 3, contract 12-MBGD-DIVA-5-CVS-030).

Supporting information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article.

Appendix A1: Landscape-level sampling design. Methodology and characteristics of the selected landscape samples.

Table S1: Sample size per landscape sample: number of sampled locations, samples collected by sex and total samples.

References

- Adamack, A.T., Gruber, B., 2014. PopGenReport: simplifying basic population genetic analyses in R. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 384-387.
- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y., Lobo, J., 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17, 5177-5188.
- Benedick, S., White, T.A., Searle, J.B., Hamer, K.C., Mustaffa, N., Khen, C.V., Mohamed, M., Schilthuizen, M., Hill, J.K., 2007. Impacts of habitat fragmentation on genetic diversity in a tropical forest butterfly on Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 23, 623-634.
- Börschig, C., Klein, A.-M., von Wehrden, H., Krauss, J., 2013. Traits of butterfly communities change from specialist to generalist characteristics with increasing land-use intensity. *Basic and Applied Ecology* 14, 547-554.
- Bossart, J.L., Antwi, J., 2013. Species-specific traits predict genetic structure but not genetic diversity of three fragmented Afrotropical forest butterfly species. *Conservation Genetics* 14, 511-528.
- Brakefield, P.M., 1982. Ecological Studies on the Butterfly *Maniola jurtina* in Britain. I. Adult Behaviour, Microdistribution and Dispersal. *Journal of Animal Ecology* 51, 713-726.
- Brückmann, S.V., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., 2010. Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47, 799-809.
- Buri, P., Humbert, J.-Y., Arlettaz, R., 2014. Promoting Pollinating Insects in Intensive Agricultural Matrices: Field-Scale Experimental Manipulation of Hay-Meadow Mowing Regimes and Its Effects on Bees. *PLoS one* 9, e85635.
- Collier, N., Gardner, M., Adams, M., McMahon, C.R., Benkendorff, K., Mackay, D.A., 2010. Contemporary habitat loss reduces genetic diversity in an ecologically specialized butterfly : Contemporary habitat loss and genetic diversity. *Journal of Biogeography* 37, 1277-1287.
- Croton, P.J., Hann, J.P., Greatorex-Davies, J.N., Sparks, T.H., 2005. Linear hotspots? The floral and butterfly diversity of green lanes. *Biological Conservation* 121, 579-584.
- Debinski, D.M., Holt, R.D., 2000. A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments. *Conservation Biology* 14, 342-355.
- Delattre, T., Vernon, P., Burel, F., 2013. An agri-environmental scheme enhances butterfly dispersal in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, 102-109.
- Dennis, R.L.H., 2004. Butterfly habitats, broad-scale biotope affiliations, and structural exploitation of vegetation at finer scales: the matrix revisited. *Ecological Entomology* 29, 744-752.
- Dixo, M., Metzger, J.P., Morgante, J.S., Zamudio, K.R., 2009. Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. *Biological Conservation* 142, 1560-1569.
- Donald, P.F., Evans, A.D., 2006. Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes. *Journal of Applied Ecology* 43, 209-218.

- Dover, J.W., 1996. Factors Affecting the Distribution of Satyrid Butterflies on Arable Farmland. *Journal of Applied Ecology* 33, 723-734.
- EEA, 2013. The European Grassland Butterfly Indicator: 1990–2011, In European Environment Agency Technical report. p. 34.
- Ekroos, J., Rundlöf, M., Smith, H., 2013. Trait-dependent responses of flower-visiting insects to distance to semi-natural grasslands and landscape heterogeneity. *Landscape Ecology* 28, 1283-1292.
- El Mousadik, A., Petit, R.J., 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics* 92, 832-839.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, 1-248.
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34, 487-515.
- Feest, A., van Swaay, C., van Hinsberg, A., 2014. Nitrogen deposition and the reduction of butterfly biodiversity quality in the Netherlands. *Ecological Indicators* 39, 115-119.
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., Vuidel, G., 2012. A software tool dedicated to the modelling of landscape networks. *Environmental Modelling and Software* 38, 316-327.
- Frankham, R., 1996. Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife. *Conservation Biology* 10, 1500-1508.
- Frankham, R., 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126, 131-140.
- Frankham, R., 2015. Genetic rescue of small inbred populations: meta-analysis reveals large and consistent benefits of gene flow. *Molecular Ecology* 24, 2610-2618.
- Habel, J.C., Brückmann, S.V., Krauss, J., Schwarzer, J., Weig, A., Husemann, M., Steffan-Dewenter, I., 2014. Fragmentation genetics of the grassland butterfly *Polyommatus coridon*: Stable genetic diversity or extinction debt? *Conservation Genetics*, 1-10.
- Habel, J.C., Rödder, D., Lens, L., Schmitt, T., 2013. The genetic signature of ecologically different grassland Lepidopterans. *Biodiversity and Conservation* 22, 2401-2411.
- Habel, J.C., Schmitt, T., 2012. The burden of genetic diversity. *Biological Conservation* 147, 270-274.
- Harper, G.L., MacLean, N., Goulson, D., 2003. Microsatellite markers to assess the influence of population size, isolation and demographic change on the genetic structure of the UK butterfly *Polyommatus bellargus*. *Molecular Ecology* 12, 3349-3357.
- Hughes, A.R., Stachowicz, J.J., 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 8998-9002.
- Hunter, M.D., 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology* 4, 159-166.
- Hurlbert, S.H., 1971. The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters. *Ecology* 52, 577-586.
- Jackson, N.D., Fahrig, L., 2014. Landscape context affects genetic diversity at a much larger spatial extent than population abundance. *Ecology* 95, 871-881.
- Johansson, M., Primmer, C.R., Merilä, J., 2007. Does habitat fragmentation reduce fitness and adaptability? A case study of the common frog (*Rana temporaria*). *Molecular Ecology* 16, 2693-2700.
- Keyghobadi, N., Roland, J., Matter, S.F., Strobeck, C., 2005. Among- and within-patch components of genetic diversity respond at different rates to habitat fragmentation: an empirical demonstration. *Proceedings of The Royal Society B Biological Sciences* 272, 553-560.
- Krauss, J., Schmitt, T., Seitz, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T., 2004. Effects of habitat fragmentation on the genetic structure of the monophagous butterfly *Polyommatus coridon* along its northern range margin. *Molecular Ecology* 13, 311-320.
- Kuflan, J., Štrbová, E., Zach, P., 2012. Effect of vegetation and management on occurrence of larvae and adults of generalist *Maniola jurtina* L. (Lepidoptera) in meadow habitats. *Polish Journal of Ecology* 60, 601-609.
- Lafranchis, T., Jutzeler, D., Guilloson, J.-Y., Kan, P., Kan, B., 2015. La Vie des Papillons - Écologie, Biologie et Comportement des Rhopalocères de France. Diatheo, Barcelona.
- Louy, D., Habel, J.C., Schmitt, T., Assmann, T., Meyer, M., Müller, P., 2007. Strongly diverging population genetic patterns of three skipper species: the role of habitat fragmentation and dispersal ability. *Conservation Genetics* 8, 671-681.
- Lowe, A.J., Boshier, D., Ward, M., Bacles, C.F.E., Navarro, C., 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95, 255-273.
- Manil, L., Lerch, A., Fontaine, B., Julliard, R., 2015. Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF) - Bilan 2005-2014, pp. 1-82.
- Marini, L., Öckinger, E., Bergman, K.-O., Jauker, B., Krauss, J., Kuussaari, M., Pöyry, J., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Bommarco, R., 2014. Contrasting effects of habitat area and connectivity on evenness of pollinator communities. *Ecography* 37, 544-551.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation. *Ecological Applications* 12, 335-345.
- Méndez, M., Vögeli, M., Tella, J.L., Godoy, J.A., 2014. Joint effects of population size and isolation on genetic erosion in fragmented populations: finding fragmentation thresholds for management. *Evolutionary Applications* 7, 506-518.
- Nève, G., Megléc, E., 2000. Microsatellite frequencies in different taxa. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 376-377.

Partie III : La diversité génétique du Myrtil décroît avec l'isolement des habitats et l'intensité de gestion

- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K., 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137, 1-19.
- Öckinger, E., Bergman, K.-O., Franzén, M., Kadlec, T., Krauss, J., Kuussaari, M., Pöyry, J., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Bommarco, R., 2012. The landscape matrix modifies the effect of habitat fragmentation in grassland butterflies. *Landscape Ecology* 27, 121-131.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007. Semi-Natural Grasslands as Population Sources for Pollinating Insects in Agricultural Landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44, 50-59.
- Pollard, E., 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biological Conservation* 12, 115-134.
- Reed, D.H., Frankham, R., 2003. Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conservation Biology* 17, 230-237.
- Rousset, F., 2008. genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* 8, 103-106.
- Saura, S., Pascual-Hortal, L., 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83, 91-103.
- Saura, S., Rubio, L., 2010. A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography* 33, 523-537.
- Schmitt, T., Röber, S., Seitz, A., 2005. Is the last glaciation the only relevant event for the present genetic population structure of the meadow brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Biological Journal of the Linnean Society* 85, 419-431.
- Schmitt, T., Seitz, A., 2002. Influence of habitat fragmentation on the genetic structure of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): implications for conservation. *Biological Conservation* 107, 291-297.
- Schneider, C., 2003. The influence of spatial scale on quantifying insect dispersal: an analysis of butterfly data. *Ecological Entomology* 28, 252-256.
- Schoville, S.D., Lam, A.W., Roderick, G.K., 2012. A range-wide genetic bottleneck overwhelms contemporary landscape factors and local abundance in shaping genetic patterns of an alpine butterfly (Lepidoptera: Pieridae: *Colias behrii*). *Molecular Ecology* 21, 4242-4256.
- Soga, M., Koike, S., 2013. Patch isolation only matters for specialist butterflies but patch area affects both specialist and generalist species. *Journal of Forest Research* 18, 270-278.
- Stewart, K.E.J., Bourn, N.A.D., Thomas, J.A., 2001. An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *Journal of Applied Ecology* 38, 1148-1154.
- Templeton, A.R., Shaw, K., Routman, E., Davis, S.K., 1990. The Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77, 13-27.
- Urban, D., Keitt, T., 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82, 1205-1218.
- Valtonen, A., Saarinen, K., Jantunen, J., 2006. Effect of different mowing regimes on butterflies and diurnal moths on road verges. *Animal Biodiversity and Conservation* 29, 133-148.
- van Dyck, H., van Strien, A.J., Maes, D., van Swaay, C.A.M., 2009. Declines in Common, Widespread Butterflies in a Landscape under Intense Human Use. *Conservation Biology* 23, 957-965.
- van Halder, I., Barbaro, L., Jactel, H., 2011. Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important? *Journal of Insect Conservation* 15, 591-601.
- Vandewoestijne, S., Schtickzelle, N., Baguette, M., 2008. Positive correlation between genetic diversity and fitness in a large, well-connected metapopulation. *BMC Biology* 6.
- Vellend, M., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology* 85, 183-206.
- Vellend, M., Geber, M.A., 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* 8, 767-781.
- Vellend, M., Lajoie, G., Bourret, A., Múrria, C., Kembel, S.W., Garant, D., 2014. Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity. *Molecular Ecology* 23, 2890-2901.
- Villemey, A., van Halder, I., Quin, A., Barbaro, L., Chenot, J., Tessier, P., Calatayud, F., Martin, H., Roche, P., Archaux, F., 2015. Mosaic of grasslands and woodlands is more effective than habitat connectivity to conserve butterflies in French farmland. *Biological Conservation* 206-215, under review.
- Waits, L., Epps, C.W., 2015. Population genetics and wildlife habitat, In *Wildlife Habitat Conservation: Concepts, Challenges, and Solutions*. eds M.L. Morrison, H.A. Mathewson, pp. 63-83. Johns Hopkins University press, Baltimore.
- Wells, C.N., Williams, R.S., Walker, G.L., Haddad, N.M., 2009. Effects of Corridors on Genetics of a Butterfly in a Landscape Experiment. *Southeastern Naturalist* 8, 709-722.
- Wiesner, K.R., Habel, J.C., Gossner, M.M., Loxdale, H.D., Köhler, G., Schneider, A.R.R., Tiedemann, R., Weisser, W.W., 2014. Effects of habitat structure and land-use intensity on the genetic structure of the grasshopper species *Chorthippus parallelus*.
- Williams, B.L., Brawn, J.D., Paige, K.N., 2003. Landscape scale genetic effects of habitat fragmentation on a high gene flow species: *Speyeria idalia* (Nymphalidae). *Molecular Ecology* 12, 11-20.
- Young, A., Boyle, T., Brown, T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 413-418.

Appendix A1: Landscape-level sampling design

Methodology: We combined available national GIS data in order to obtain preliminary regional maps. Woody habitats (woodland patches, small woods and thick hedges) and roads and other built-over surfaces were obtained from national maps (BDTOPO® 2011, National Geographic Institute, France). Grasslands, vineyards and annual crops were extracted from the 2011 National Farmland Survey (RPG - Registre Parcellaire Graphique). In order to optimize the selection of the six 5 x 5 km "landscape samples" within each region, we used a moving window (5 x 5 km) analysis of a preliminary regional GIS layer to identify landscape samples with similar land use matrices. We considered the proportion of woodlands, grasslands and built-over areas. We made sure that similar amounts of grassland and woody habitat were included in the landscape samples in the three regions to reduce inter-regional landscape composition effects. Unfortunately, the available GIS layers provided only incomplete information on grassland locations, so we first selected our landscape samples based on the information we had, then corrected and completed the grassland cover maps by adding information from aerial photographs by digitalization and field observations. As a result, the amount of grassland varies slightly within and among regions (Table below).

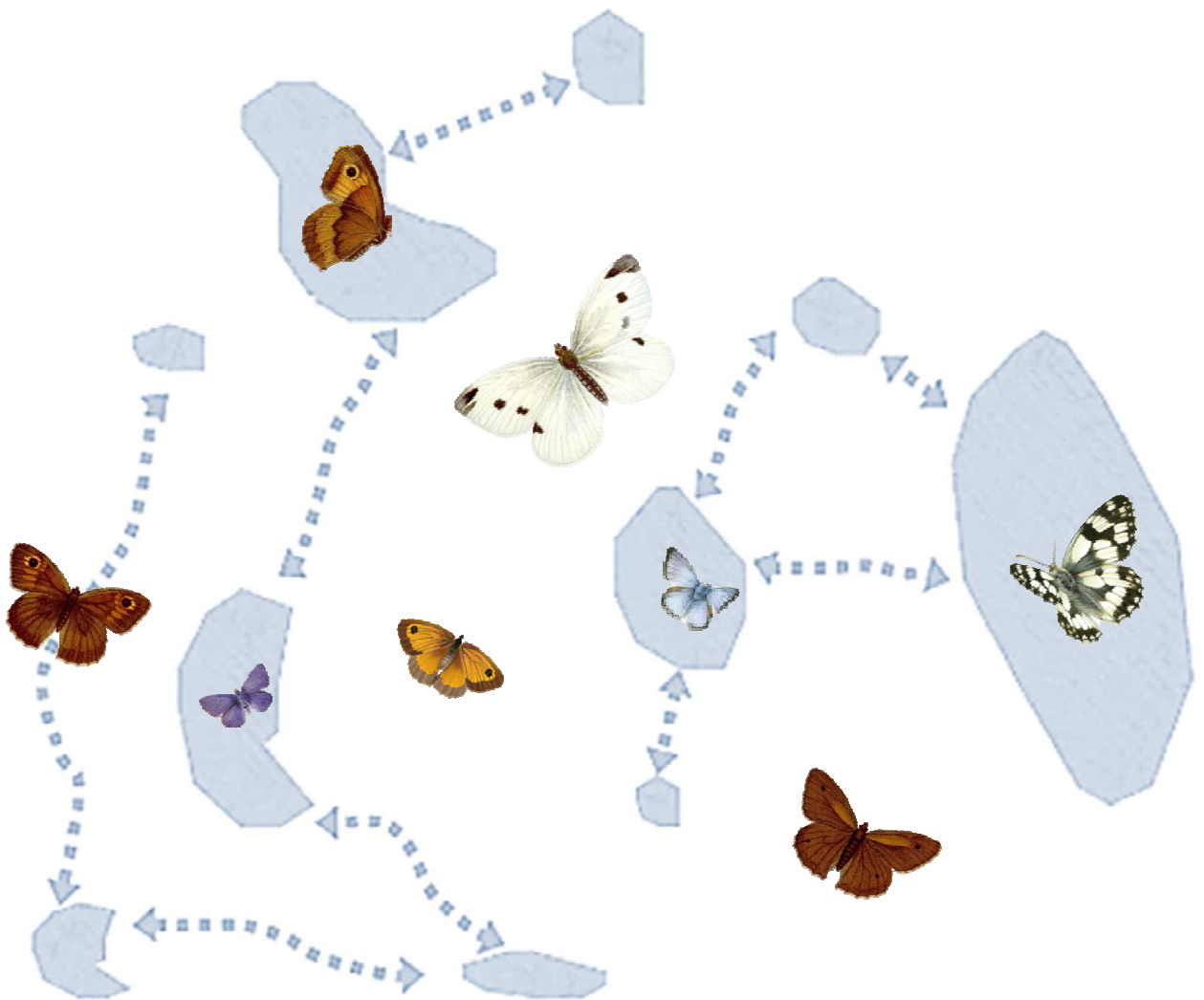
Summary of the 18 landscape samples: spatial coordinates (Lambert 93) and the proportion of grasslands, woody habitats, arable lands, vineyards/orchards, built-over areas and grassy strips therein.

Region	Landscape sample	X (L93)	Y (L93)	% Woody habitat	% Semi-natural Grassland	% Arable land	% Vineyards / orchards	% Built-over areas	% Grassy strips
Aquitaine	1	439833	6417522	25	16	9	40	3	5
	2	442600	6406617	21	16	6	47	3	6
	3	451083	6397973	22	14	7	48	2	6
	4	456672	6405809	26	16	13	31	6	4
	5	456684	6412736	26	16	4	43	3	5
	6	473031	6413881	24	15	11	39	4	5
Burgundy	1	724137	6746043	21	11	57	0	2	1
	2	752275	6751379	22	15	51	3	4	2
	3	763678	6727361	26	16	46	5	3	2
	4	760532	6756391	23	15	55	0	3	3
	5	737544	6735407	23	14	56	1	2	2
	6	750000	6744826	22	15	58	0	2	2
Gascony	1	515950	6240867	19	20	50	0	2	2
	2	556950	6241867	23	28	40	0	2	2
	3	544950	6250867	20	25	45	0	2	2
	4	539950	6258867	22	16	48	0	3	2
	5	498950	6262867	21	28	39	0	3	2
	6	517950	6265867	24	18	48	0	2	3

Table S1: Sample size per landscape sample: number of sampled locations, samples collected by sex and total number of samples.

Region	Landscape sample	Nb. of locations	Nb. of males sampled	Nb. of females sampled	Total nb. of samples
Aquitaine	1	30	68	26	94
	2	26	66	43	109
	3	24	71	27	98
	4	26	60	37	97
	5	25	61	40	101
	6	26	62	36	98
Burgundy	1	28	61	29	90
	2	28	48	52	100
	3	26	68	35	103
	4	27	55	44	99
	5	28	63	38	101
	6	27	60	42	102
Gascony	1	26	46	41	87
	2	27	83	8	91
	3	29	67	19	86
	4	20	47	24	71
	5	28	84	11	95
	6	18	37	28	65

Discussion et perspectives



Discussion et perspectives

L'originalité de cette thèse a été d'étudier l'influence des facteurs locaux et paysagers sur la diversité des papillons de jour aux niveaux intra- et inter- spécifiques ainsi que la résistance des milieux à la dispersion, processus qui sous-tend la réponse de la biodiversité à l'hétérogénéité du paysage. Contrairement à la plupart des études qui traitent de l'impact du paysage sur les papillons dans des contextes extrêmement fragmentés (Ekroos et al. 2013; Pöyry et al. 2009) et pour des habitats à fort enjeu de conservation (Binzenhöfer et al. 2005; Brückmann et al. 2010), la contribution de cette thèse a été de s'intéresser à des paysages relativement peu fragmentés et à des milieux communs. Ce travail a aussi été l'occasion d'acquérir des informations sur la structuration génétique contemporaine du Myrtil, espèce qui n'avait pour l'instant été étudiée qu'avec des marqueurs génétiques à évolution lente (allozymes, Habel et al. 2009a).

Toutes les hypothèses initiales ont pu être testées et sept des onze hypothèses de travail ont été validées :

Rappel des hypothèses de travail

I-a)	Les communautés des prairies sont influencées positivement par la quantité de prairies dans un rayon donné	→ non validée
I-b)	Les communautés des éléments linéaires s'appauvrissent avec la distance à la plus proche prairie	→ validée
I-c)	Les éléments linéaires supportent des communautés de papillons à faible enjeu de conservation, dominées par des espèces mobiles et généralistes	→ validée
I-d)	Les milieux boisés à proximité ont un effet positif	→ validée (dans les prairies)
I-e)	Les espèces spécialistes des prairies et à faible capacité de dispersion sont les plus sensibles au contexte paysager	→ validée
II-a)	Les prairies, les bandes enherbées et les lisières forestières favorisent les flux de gènes alors que les milieux boisés et agricoles sont des freins à la dispersion du Myrtil	→ validée (sauf pour les lisières)
II-b)	La réponse dépend du sexe des individus	→ non validée
III-a)	La diversité génétique dépend du contexte paysager	→ validée
III-b)	La diversité génétique augmente avec la taille des populations	→ non validée
III-c)	La qualité du milieu accroît la diversité génétique	→ validée
III-d)	Diversité génétique et diversité spécifique co-varient	→ non validée

Les principaux résultats sont synthétisés dans le Tableau 11. La qualité des habitats a un rôle important dans la diversité des communautés et la diversité génétique du Myrtil. Les prairies hébergent généralement des communautés de papillons plus diverses que les éléments linéaires enherbés, néanmoins, les prairies comme les éléments linéaires enherbés favorisent les flux de gènes du Myrtil et, au niveau du paysage, la quantité d'éléments linéaires enherbés accroît la diversité génétique de cette espèce. Les terres arables réduisent les flux de gènes et la diversité génétique du Myrtil. Si l'effet de la proportion de terres arables sur les communautés n'a pas été testé directement, la quantité de boisements autour des prairies et la proximité à la plus proche prairie dans les éléments linéaires, tous deux négativement corrélés à la quantité de terres arables, (Pearson = -0.62, $p < 0.001$ et Pearson = -0.59, $p < 0.001$), ont un effet positif sur la diversité des papillons. Le rôle des boisements est contradictoire : ils accroissent la diversité génétique et spécifique tout en limitant la dispersion du Myrtil.

Tableau 11 : Synthèse des résultats sur le rôle des facteurs locaux et paysagers sur la diversité des communautés, la diversité génétique et la dispersion du Myrtil. + : effet positif, - : effet négatif, ns : effet non significatif et NA : non testé.

	Patrons de diversité observés		Processus de dispersion
	Communauté	Richesse allélique	
	(Partie I)	(Partie III)	(Partie II)
	Prairie	Linéaire	
Qualité de l'habitat	+	+	+
Prairies	ns	+	+
Bandes enherbées	- ⁽¹⁾	ns	+
Milieux boisés	+	ns	-
Terres arables	NA	NA	-

⁽¹⁾ La proportion de linéaires enherbés dans le paysage diminue la diversité des spécialistes dans les prairies.



1- Synthèse des résultats obtenus

a- Un effet prépondérant des caractéristiques locales et du paysage proche

Les communautés de papillons sont principalement déterminées par les facteurs locaux (Partie I et Annexes A et B). En effet, la part de la composition des communautés expliquée par les caractéristiques locales de l'habitat est deux fois plus importante que celle expliquée par le paysage (Figure 45 et Figure 46, Annexe A). Ces résultats rejoignent ceux de nombreuses autres études (Collinge et al. 2003; Davis et al. 2007; Krämer et al. 2012; Pöyry et al. 2009; van Halder et al. 2015) : les papillons de jour sont fortement influencés par les caractéristiques de la végétation (disponibilité en nectar et en plante-hôte, structure et composition de la végétation), par le mode et l'intensité de gestion (fauche, pâturage, fréquence de fauche, chargement à l'hectare, fertilisation), par le type de sol et le microclimat (Thomas et al. 2011).

Au niveau du paysage, l'échelle spatiale qui agit sur les communautés de papillons est relativement réduite (100-250 m, Tableau 5) et inférieure pour les espèces sédentaires et spécialistes que pour les autres espèces (Tableau 5 et Annexe B). Parmi les études multi-échelles qui ont testé l'influence du paysage sur les communautés de papillons dans différents rayons, les échelles spatiales de l'ordre de quelques centaines de mètres sont les plus généralement retenues (250 m, Flick et al. 2012; Krauss et al. 2003; 250-500 m, Liivamägi et al. 2014; 95-135 m, Marini et al. 2009; 100-300 m, Rossi et van Halder 2010), même si les processus à large échelle semblent parfois prendre le pas sur l'effet du paysage à proximité (5 km, Bergman et al. 2004; de 500 m à 4 km selon les capacités de dispersion des espèces, Cozzi et al. 2008).

La conservation des papillons doit d'abord être réfléchie au niveau local par la gestion de la végétation et les conditions microclimatiques, le paysage dans quelques centaines de mètres a une influence secondaire dans les contextes qui ont été étudiés au cours de cette thèse.

b- Le rôle des éléments linéaires

La richesse spécifique et l'abondance des communautés de papillons sont plus faibles dans les éléments linéaires enherbés (bords de route et bandes enherbées) que dans les prairies (Partie I). Ces conclusions rejoignent celles d'autres auteurs (Clausen et al. 2001; Öckinger et Smith 2007a, b) mais diffèrent de Quin et Burel (2002) qui ont noté une diversité de papillons supérieure dans les éléments linéaires par rapport aux prairies. Les différences entre études peuvent s'expliquer par la très grande variabilité des éléments linéaires enherbés en fonction de leur morphologie et de leur disponibilité en ressources. En effet, les communautés de papillons présentes sur les éléments linéaires dépendent de leurs caractéristiques morphologiques (largeur, longueur, enherbement, présence ou non de haies, talus, fossés, murets, Croxton et al. 2005; Dover et al. 1997; Ernoult et al. 2013), de leur mode de gestion (mode implantation, utilisation de pesticides, fréquence de fauche, Feber et al. 1996; Valtonen et al. 2006), et de la composition de la végétation (Meek et al. 2002). Notre constat d'une plus faible richesse spécifique des papillons sur les éléments linéaires est à nuancer car ceux que nous avons échantillonnés ne présentaient pas de haies, et leur largeur était relativement réduite. Il est tout à fait possible que des chemins larges, enherbés, avec haies et talus très fleuris soient plus intéressants pour les papillons que des prairies gérées intensivement.

Même si dans nos relevés un grand nombre d'espèces de papillons sont plus abondantes en prairie qu'en élément linéaire (*C. pamphilus*, *C. semiargus*, *E. tages*, *E. alcetas*, *L. sinapi*, *L. tityrus*, *M. jurtina*, *M. galathea*, *M. didyma*, *M. parthenoides*, *M. phoebe*, *M. athalia*, *P. malvae*, *P. icarus*),

certaines espèces semblent préférer les éléments linéaires (*A. agesti*, *C. crocea*, *L. megera*, *L. phlaeas*, *P. rapae*, *T. acteon*, Partie I, appendix S1), ce qui interroge sur le rôle potentiel de ces éléments comme habitat pour une partie des espèces. Par ailleurs, le fait que la proportion de linéaires enherbés autour des prairies soit associée à une plus faible diversité des espèces spécialistes des prairies (Tableau 11) pose également question. Sont-ils des puits démographiques pour ces espèces ? Ou ce résultat traduit-il l'effet de facteurs confondants ? Des études plus précises, à l'instar de celle d'Öckinger et Smith (2007a), intégrant les déplacements des individus, leur survie et leur succès reproducteur sur ces éléments linéaires apporteront des réponses.

Les éléments linéaires enherbés représentent des surfaces importantes du paysage, ils équivalent à 12 % des surfaces de prairies des zones d'étude en Bourgogne et Midi-Pyrénées et jusqu'à 34 % en Aquitaine. Dans des paysages agricoles plus intensifs que ceux que nous avons étudiés, la part de ces éléments peut s'accroître considérablement, jusqu'à représenter pratiquement les dernières surfaces de végétation permanente et avoir un rôle majeur dans le maintien de la biodiversité. En effet, les communautés des bandes enherbées et des bandes fleuries ont une richesse spécifique et une abondance de papillons supérieures à celles des parcelles cultivées (Aviron et al. 2011) (Field et al. 2007). De même, les bords de routes peuvent présenter un intérêt conservatoire car, s'il y a un risque de la mortalité par collision avec les véhicules, il est relativement faible (<8%, Munguira et Thomas 1992; Skórka et al. 2013) et limité à quelques rares tronçons (Skórka et al. 2015). En France métropolitaine, les infrastructures routières hors agglomération cumulent 510 000 ha de bords de routes ou « dépendance vertes » (Union Routière de France, 2007), une surface non négligeable qui peut être mise à profit pour la conservation de la « nature ordinaire » moyennant des modes de gestion adaptés qui améliorent la qualité de ces habitats pour les espèces (Akbar et al. 2010).

Par ailleurs, les analyses génétiques montrent que les éléments linéaires enherbés sont favorables à la dispersion du Myrtil et à sa diversité génétique (Tableau 11). Le rôle des linéaires enherbés comme support et orientation de la dispersion des papillons a été montré grâce à d'autres méthodes de suivi (Delattre et al. 2010b; Delattre et al. 2013b; Öckinger et Smith 2007a). Néanmoins, il semble que leur utilisation dépend de leur qualité (Söderström et Hedblom 2007) et du contexte paysager (Öckinger et Smith 2008). Les éléments linéaires boisés, comme les haies et les lisières, sont susceptibles quant à eux de faciliter les mouvements longitudinaux (le long de la haie, de la lisière), tout en limitant les mouvements transversaux (à travers la haie, la lisière) de certaines espèces (Dover et Fry 2001).

Qu'ils soient boisés ou enherbés, les éléments linéaires du paysage participent à la conservation des plantes et des animaux dans les paysages agricoles (Ernault et al. 2013), à la dispersion des organismes (Dover et al. 2000), aux services de pollinisation (van Geert et al. 2010), à la régulation des ravageurs (Holland et al. 2012), à la filtration de l'eau, et à la lutte contre l'érosion (van der Zanden et al. 2013). Ces structures paysagères sont à maintenir et entretenir car elles font aussi partie de notre patrimoine esthétique et culturel (Croxtton et al. 2005).

c- La connectivité des prairies : un effet relativement faible

La proximité des prairies accroît l'abondance et la richesse spécifique des papillons sur les éléments linéaires. Néanmoins, contrairement aux hypothèses de départ, la connectivité des prairies a un effet relativement faible voire négligeable sur la diversité génétique, les flux de gènes du Myrtil, et sur la composition des communautés des prairies. Ce dernier résultat diffère d'autres études qui montrent un effet positif de la connectivité des prairies sur les communautés de papillons (Brückmann et al. 2010; Öckinger et al. 2012a; Pöyry et al. 2009). Ce contraste peut s'expliquer par le contexte paysager : nous nous sommes intéressés à des paysages beaucoup moins fragmentés que ceux de ces études. Dans notre cas, la disponibilité en habitat n'est peut-être pas un facteur limitant.

Par ailleurs, il est possible que l'effet de la qualité des milieux vienne se surimposer et soit parfois plus important que celui de l'isolement des habitats (Schooley et Branch 2011). Les prairies sont soumises à des perturbations importantes lors de la fauche et/ou du pâturage et cette variabilité spatio-temporelle des ressources peut jouer un rôle primordial en milieu agricole (Figure 33). Ainsi, une prairie relativement isolée mais peu perturbée et de bonne qualité est peut être préférable pour les papillons qu'une prairie au sein d'un groupe de prairies bien connectées mais gérées intensivement. Elle peut, de surcroît, avoir un effet refuge et supporter des populations surabondantes (Nupp et Swihart 1996). Des pistes pour prendre en compte la qualité et l'hétérogénéité spatio-temporelle des milieux dans les indices de connectivité du paysage sont présentées dans le paragraphe « Le paysage : une mosaïque de taches de milieux et de qualité variées » (p. 135).



Figure 33 : Photographies illustrant la variabilité spatio-temporelle des prairies.

d- Les boisements : des résultats surprenants

La quantité et la connectivité des éléments boisés ont un effet positif sur la diversité spécifique des prairies (Partie I). Or très peu d'espèces du jeu de données sont inféodées aux forêts, et cet effet ne s'explique pas par l'ajout de papillons spécialistes de forêt dans les communautés des prairies. Par ailleurs, l'effet bénéfique des boisements s'observe pareillement pour les espèces spécialistes de prairies (Tableau 5, Partie I). Ce résultat, assez inattendu même s'il concorde avec plusieurs études (Liivamägi et al. 2014; Marini et al. 2009; Öckinger et al. 2012a), peut offrir des opportunités en matière d'aménagement des paysages pour la conservation des papillons. Néanmoins, les processus sous-jacents ne sont pas intuitifs et méritent d'être approfondis car plusieurs hypothèses, exposées ci-après, sont envisageables pour expliquer l'effet positif des boisements.

Ainsi, les prairies à proximité des milieux boisés peuvent se différencier des autres par leurs caractéristiques biotiques et abiotiques. Néanmoins, aucune corrélation entre proximité aux

boisements et les caractéristiques locales que nous avons relevées n'a pu être détectée (Partie I, appendix S2). Cependant, la proximité aux boisements pourrait traduire un biais stationnel que nos variables locales ne permettent pas de détecter : les boisements sont en général localisés sur des sols et des positions topographiques spécifiques. De même, il est possible que les prairies à proximité de boisements aient connu une histoire différente (antécédent cultural plus stable par exemple), ou que leurs modalités de gestion diffèrent.

Par ailleurs, les boisements en eux-mêmes peuvent offrir des ressources complémentaires pour les papillons de jour : abri, refuge climatique, disponibilité en nectar et en plantes-hôtes le long des lisières (Dover et al. 1997; Liivamägi et al. 2014; Öckinger et al. 2012a; Ouin et al. 2004).

Il serait intéressant de distinguer les effets respectifs des haies, des lisières forestières (Deconchat et al. 2014) et des cœurs de boisements sur les papillons car ceux-ci présentent des caractéristiques distinctes et ils ne sont pas exploités de la même façon (van Halder et al. 2011). D'autre part, il semble que la réponse à la quantité de boisements ne soit pas linéaire et qu'un optimum existe, car les communautés des paysages très boisés, comme ceux des Landes de Gascogne, sont influencées positivement par la quantité de milieux ouverts (van Halder et al. 2008). Pour déterminer cet optimum, échantillonner les communautés de papillons le long d'un gradient de couvert forestier est une possibilité.

Au niveau intra-spécifique, les boisements limitent la dispersion effective des Myrtils (Tableau 11). La réduction des flux de gènes devrait théoriquement s'accompagner d'un moindre brassage entre localités et donc d'une réduction de la diversité génétique locale (Keyghobadi 2007). Or il semble que la proximité des boisements augmente la diversité génétique de cette espèce dans les prairies (Tableau 11). Ces résultats, à première vue contradictoires, peuvent s'expliquer si l'effet positif des boisements sur la taille des populations dépasse l'effet négatif de la réduction du taux d'immigration. Néanmoins, étant donné la faible magnitude des effets détectés (Partie II et III), ces résultats méritent d'être confirmés par d'autres études.

e- La complémentarité des milieux

La diversité des communautés dans les prairies augmente avec la connectivité aux boisements, et celle des éléments linéaires avec la proximité à la plus proche prairie (Tableau 11). Ainsi, les taches ne sont pas indépendantes de leur environnement et des complémentarités entre milieux semblent s'établir. Les papillons peuvent utiliser les prairies pour la majeure partie de leur cycle de vie, les éléments linéaires pour se déplacer ponctuellement entre taches de prairies et les boisements ou les milieux intra- et péri-forestiers herbacés, comme refuges, pour leur conditions microclimatiques particulières (van Halder et al. 2011), ou comme habitats alternatifs par « spillover » en cas de modifications drastiques de leur habitat prairial par fauche ou pâturage (Figure 34).

Les distributions de diversité observées et les processus sous-jacents ne peuvent être totalement appréhendés sans tenir compte de l'influence des différents milieux sur la dynamique des populations et la dispersion des espèces. Des propositions pour quantifier et qualifier plus précisément la mosaïque paysagère et pour estimer une connectivité multi-habitats sont exposées plus loin (cf. Le paysage : une mosaïque de taches de milieux et de qualité variées, p. 135).

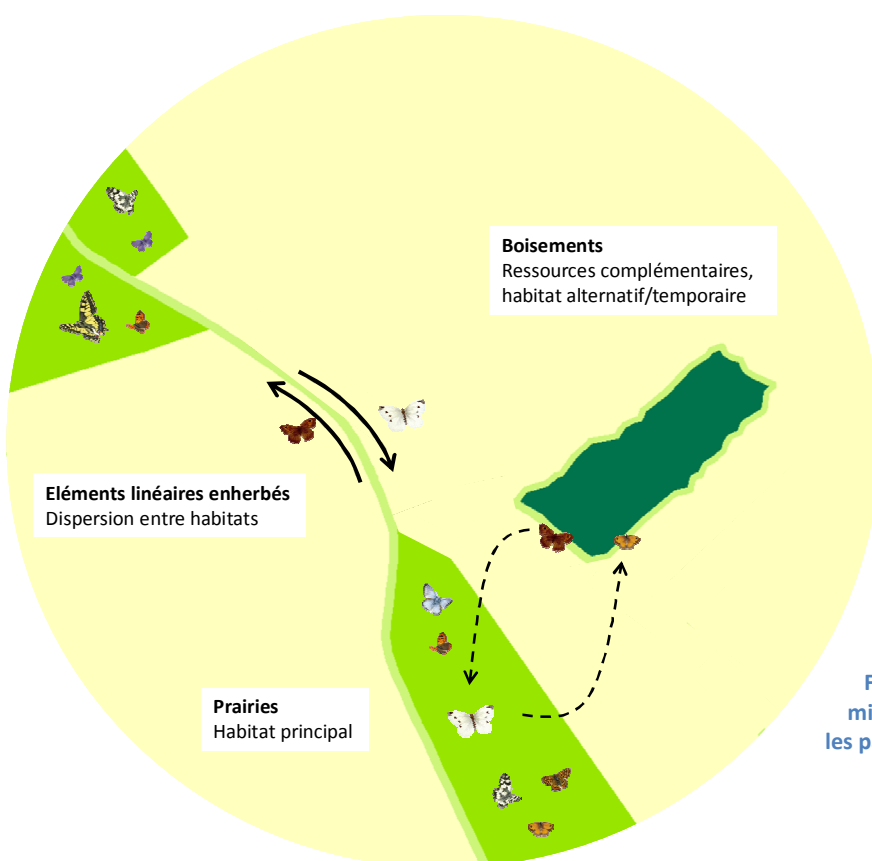


Figure 34 : Complémentarité des milieux pour les papillons de jour dans les paysages agricoles.

2- Apports méthodologiques de la thèse

a- Sélection des unités d'échantillonnage à l'échelle paysagère

A l'inverse de nombreuses études en écologie du paysage qui caractérisent le paysage *a posteriori* autour des points d'échantillonnage des populations ou des communautés, l'originalité de mon approche et du projet Levana a été d'analyser le paysage en amont et de structurer le plan d'échantillonnage en fonction des caractéristiques du paysage (Pasher et al. 2013). Malheureusement, les informations disponibles n'ont pas permis de sélectionner des entités paysagères le long d'un gradient de connectivité des prairies à l'échelle du paysage (cf. Figure 18 et Limites de l'étude). Néanmoins à l'intérieur des fenêtres paysagères, les sites sélectionnés pour étudier la réponse des communautés ont été choisis de manière à s'étaler le long du gradient de connectivité des prairies. Cela a été possible grâce à la création au préalable d'une « surface de connectivité » continue dans l'espace (Figure 23, Partie I).

Dans la même veine, la contribution de ce travail a été de porter une attention plus particulière au plan d'échantillonnage en comparaison à d'autres études de génétique du paysage (Meirmans 2015; Schwartz et MacKelvey 2009). Le protocole de collecte a été répliqué dans trois régions et dans six paysages d'étude par région (Short Bull et al. 2011). Au sein des paysages d'étude, les localisations ont été tirées au sort sur une grille régulière de manière à éviter toute subjectivité dans le choix des sites et réduire les biais d'échantillonnage (Oyler-MacCance et al. 2012; Schwartz et MacKelvey 2009). L'approche individu-centrée a également permis de s'affranchir du problème de la délimitation des populations. Elle offre par ailleurs une grande flexibilité dans la conception des plans d'échantillonnages : seuls quelques individus sont échantillonnés sur chaque site, les durées de

prospection sont réduites, et la couverture spatiale est accrue (Landguth et Schwartz 2014; Prunier et al. 2013).

b- Comparaison des méthodes de modélisation de la connectivité

La connectivité du paysage peut se définir et être estimée de différentes façons, selon les caractéristiques des espèces (distance de dispersion, préférence d'habitat, comportement) et les hypothèses de fonctionnement des populations et des communautés. Tout au long de la thèse, j'ai testé différents indices de connectivité et différentes manières de modéliser la résistance des éléments paysagers à la dispersion. En effet, les synthèses sur le sujet s'accordent sur le fait qu'il n'y a pas d'indice « parfait » de connectivité (Calabrese et Fagan 2004; Cushman et al. 2013a), mais rares sont les études qui ont testé la performance relative de différents indices chez les papillons (mais voir Brückmann et al. 2010).

Si mon objectif initial était de déterminer la meilleure façon de modéliser la connectivité du paysage pour comprendre la distribution spatiale de la diversité et la dispersion dans les paysages d'étude, il s'est avéré qu'utiliser plusieurs méthodes m'a permis : 1) de suggérer des mécanismes de structuration des communautés différents selon le type d'élément paysager considéré (prairie vs élément linéaire, Partie I), et 2) de confirmer des effets subtils du paysage sur la dispersion du Myrtil (Partie II).

c- Prise en compte de la non-indépendance des données en génétique du paysage

La génétique du paysage pâtit de la structure particulière des jeux de données : les mesures de distances (distances génétiques, distances euclidiennes, distances de moindre coût, etc.) sont par nature dépendantes les unes des autres car un même point d'échantillonnage est utilisé pour calculer plusieurs mesures appariées. Des auteurs ont pointé les limites des analyses statistiques généralement utilisées en génétique du paysage et ils ont souligné le besoin de méthodes de sélection de modèles robustes (Emaresi et al. 2011; Jaquière et al. 2011; Legendre et Fortin 2010; Meirmans 2015).

Utiliser des tests statistiques paramétriques sur des données non-indépendantes entraîne un accroissement non contrôlé du risque d'erreurs de type I³⁶ (Selkoe et al. 2010). Ce problème est généralement contourné par l'utilisation de tests statistiques non paramétriques qui comparent des matrices de distances sur la base de permutations (tests de Mantel simples ou partiels, Mantel 1967; Smouse et Peakall 1999). Cependant, l'usage inapproprié de ces tests, notamment en génétique du paysage a fait l'objet de nombreux débats (Guillot et Rousset 2013; Legendre et Fortin 2010). Le test de Mantel ne peut être appliqué qu'avec discernement et dans un nombre restreint de cas (Legendre et al. 2015). De plus, les tests de Mantel ne peuvent pas être utilisés dans un contexte de sélection de modèles (Burnham et Anderson 2002).

Récemment, l'emploi de modèles linéaires qui intègrent une structure de corrélation permettant de traiter la corrélation entre paires de données appariées (Clarke et al. 2002), a apporté une solution prometteuse. En utilisant ces modèles, j'ai pu intégrer des paires non-indépendantes dans les analyses et, dans le cas de la méthode « par transect », j'ai pu spécifier les effets des variables environnementales par le biais d'une combinaison linéaire dans un cadre très souple. De plus, l'ajout d'effets aléatoires m'a permis d'analyser en même temps les six zones d'étude par région et de prendre en compte la structure emboîtée des données.

³⁶ Erreur de type 1 : lorsque le test statistique mène à rejeter une hypothèse nulle alors que celle-ci est vraie.

La non-indépendance des mesures de distance est un problème qui ne doit pas être sous-estimé. A ce titre, il semble que l'adaptation des modèles linéaires mixtes à ce type de données soit une réelle opportunité pour les futures études de génétique du paysage.

3- Limites de l'étude

a- Conception des plans d'échantillonnage

Choisir des paysages d'étude *a priori* en fonction de la composition et de la configuration des milieux est un pari osé. Il faut reconnaître que remplir un tel objectif est un challenge et que cela nécessite un travail considérable en amont de la phase de récolte des données sur le terrain (Pasher et al. 2013). Avec le recul, cet objectif était sûrement trop ambitieux au vu des informations géographiques disponibles. Pour choisir des unités paysagères sur des critères de quantité et connectivité des prairies, il aurait fallu disposer d'une carte précise de cet usage en amont de la phase de sélection des fenêtres paysagères.

Alors que d'autres pays européens disposent d'une cartographie fine des habitats (Suisse, Espagne), au niveau français elle est toujours en développement (projet CARHAB initié en 2010 par le Ministère en charge de l'environnement, Olivier et al. 2011). L'absence d'une cartographie précise des milieux est un problème récurrent pour les recherches en écologie du paysage en France (Olivier et al. 2011). Une des premières étapes des projets scientifiques consiste très souvent à cartographier les territoires d'étude, ce qui nécessite un investissement important et des compétences en Systèmes d'Informations Géographiques (retours d'expérience des projets du programme DIVA 3, séminaire intermédiaire). Au vu des surfaces considérées pour sélectionner les paysages d'étude (plusieurs départements), la solution pour cartographier les prairies aurait consisté en une analyse pluriannuelle d'images aériennes par télédétection. Si des méthodes existent, elles sont encore en développement et ne sont pas applicables en routine. Etant donné qu'aucun des participants du projet Levana ne disposait de telles compétences, une possibilité aurait été de s'associer en amont du projet avec un laboratoire de télédétection spécialisé dans l'analyse d'image.

A l'intérieur de chacune des fenêtres choisies, l'échantillonnage génétique était individu-centré, or si la multiplication du nombre de génotypes dans l'espace qui en résulte permet une meilleure couverture spatiale, chaque localisation n'est que partiellement échantillonnée. Cette perte d'information au niveau local, couplée à la démultiplication du nombre de mesures appariées, est susceptible d'entraîner une augmentation du « bruit de fond » par rapport au signal génétique que l'on cherche à détecter (Prunier et al. 2013). Pour diminuer ce bruit de fond, plusieurs individus ont été récoltés par localisation comme recommandé par Prunier et al. (2013). Pour aller plus loin et de manière à tester le coût relatif de différents milieux à la dispersion du Myrtil, il aurait été judicieux de réaliser un échantillonnage ciblé : en récoltant par exemple des échantillons de part et d'autre de grands ensembles homogènes identifiés au préalable (Figure 35). Par ailleurs, des outils de simulation peuvent être mis à profit pour optimiser le plan d'échantillonnage. C'est le cas de la fonction « opt.landgen » du package PopGenReport (Gruber et Adamack 2015) qui, en fonction de *scenarii* de résistance des structures paysagères, détermine les localisations optimales des échantillons à récolter pour détecter les effets du paysage sur les flux de gènes en maximisant l'étendue du gradient échantillonné. Cependant, cela aurait nécessité de disposer de cartographies précises des zones d'étude et de plus de temps avant les collectes d'échantillons, ce qui n'était pas le cas.

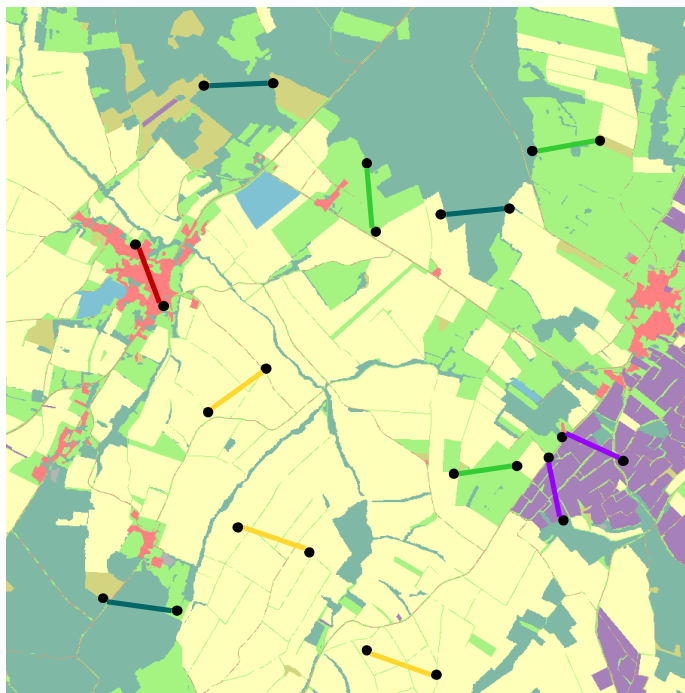


Figure 35 : Exemple d'un échantillonnage génétique orienté. Chaque point noir représente un point d'échantillonnage. Chaque paire de points est positionnée de part et d'autre d'un ensemble paysager homogène de manière à évaluer la résistance du milieu à la dispersion. La couleur des traits symbolise les milieux séparant les points.

Enfin, pour tester de manière plus approfondie la corrélation entre diversité génétique et diversité spécifique (Partie III), il aurait aussi été opportun que les deux plans d'échantillonnage (génétique et communauté) partagent un plus grand nombre de localisations. Pour cela, les modalités de chaque plan d'échantillonnage auraient dû être décidées avant le début de la première campagne de terrain, c'est à dire dès ma première année de thèse, ce qui n'était pas réalisable en pratique.

b- Le Myrtil comme espèce modèle

La fréquence des microsatellites dans le génome de certains groupes d'insectes est faible (Nève et Megléc 2000) et développer des marqueurs microsatellites est compliqué, en particulier chez les papillons (Sinama et al. 2011; Zhang 2004). Le fort taux de mutation de leur génome peut affecter les régions flanquantes et créer des allèles nuls³⁷ (Chapuis et Estoup 2007) qui sont indésirables car ils faussent le calcul des indices génétiques. Ce problème m'a fortement limité dans les analyses car, parmi les 15 marqueurs développés, seuls 6 ont été utilisés. Or la précision des données et la puissance statistique augmentent avec le nombre d'échantillons, le polymorphisme, mais aussi le nombre de marqueurs (Landguth et al. 2012). Une solution aurait été de travailler sur une espèce dont les marqueurs étaient déjà disponibles et éprouvés, malheureusement, aucun des papillons disposant de marqueurs microsatellites déjà développés ne correspondait à nos besoins (cf. choix de l'espèce p. 35). D'autres marqueurs génétiques neutres comme les marqueurs de polymorphisme mononucléotidique (Single Nucleotide Polymorphism) ou de polymorphisme de longueur des fragments d'amplification (Amplified Fragment Length Polymorphism) sont peut-être plus adaptés à l'étude des papillons (Collier et al. 2010; Crawford et al. 2011).

³⁷ Lorsqu'il y a une mutation dans une région flanquante d'un marqueur, une des deux amorces ne peut s'accrocher sur l'ADN et l'amplification correcte du marqueur microsatellite est impossible. C'est le problème de l'allèle nul : l'allèle existe mais il n'est pas amplifié.

Les faibles effets des éléments du paysage et des distances géographiques sur la structure génétique du Myrtil peuvent également s'expliquer par une dispersion trop faible ou trop forte au regard des distances entre taches d'habitat ou « grain du paysage » (Phillipsen et al. 2015). Ici nous sommes très certainement dans le type C décrit dans la Figure 36 : la dispersion est trop importante pour qu'un isolement par la distance soit décelable car les flux de gènes excèdent les effets de la dérive génétique. Avec le recul, une espèce plus sédentaire, comme par exemple l'Amaryllis (*Pyronia tithonus*), aurait peut-être été plus adéquate.

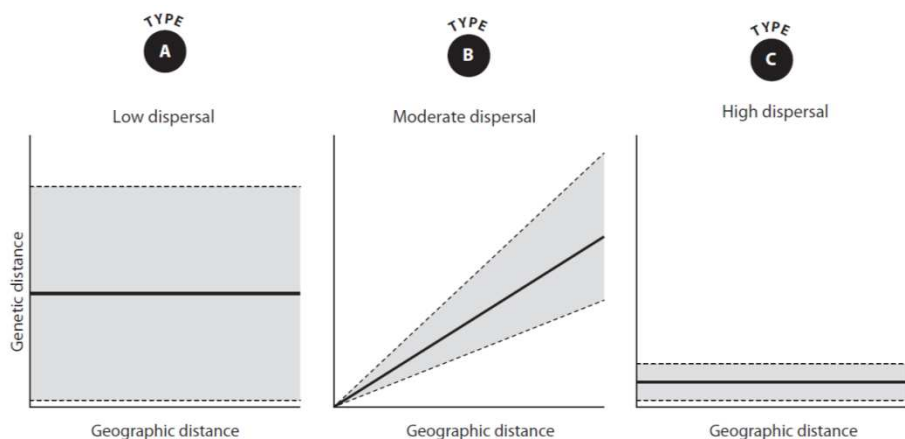


Figure 36 : Relation entre distance génétique et distance géographique selon la capacité de dispersion de l'espèce. Chez les espèces peu dispersives (type A), la dérive génétique surpasse les flux de gènes, la distance génétique est élevée quelle que soit la distance géographique. Pour les espèces à capacité de dispersion intermédiaire (type B), la distance génétique augmente avec la distance géographique. Quand les espèces ont de fortes capacités de dispersion (type C), les flux de gènes dépassent les effets de la dérive génétique, la distance génétique est faible quelle que soit la distance géographique. Figure extraite de Phillipsen et al. (2015).

Entre difficulté à développer des marqueurs génétiques et déséquilibre entre dérive et flux de gènes, il est possible que la génétique du paysage ne soit pas adaptée pour estimer la résistance des structures paysagères à la dispersion chez certaines espèces, dont le Myrtil peut faire partie. Pour vérifier cette hypothèse, l'idéal serait de comparer le Myrtil à d'autres espèces ayant des caractéristiques contrastées s'agissant de leur capacité de dispersion et de leur spécialisation écologique (Engler et al. 2014; Louy et al. 2007).

c- Dimension temporelle en écologie et en génétique du paysage

Les échantillonnages génétiques et les relevés de communautés ont été réalisés au cours d'une seule saison (respectivement en 2013 et 2014). Or les populations et les communautés sont soumises à des dynamiques temporelles liées aux variations climatiques et à l'hétérogénéité temporelle des milieux, notamment en contexte agricole. Les études pluriannuelles permettent de mieux échantillonner les communautés et d'éviter de tirer des conclusions trop hâtives sur le fonctionnement des populations et des communautés lié à des circonstances potentiellement exceptionnelles. Ainsi, pour confirmer et tester la fiabilité des résultats, il serait pertinent de répéter le travail réalisé ici sur plusieurs années.

Au-delà de la variabilité interannuelle des conditions climatiques et des assolements, les paysages agricoles ont fortement évolué depuis plusieurs décennies (Figure 37), et l'occupation des sols observée aujourd'hui ne reflète que partiellement les conditions environnementales vécues par les populations et les communautés par le passé.

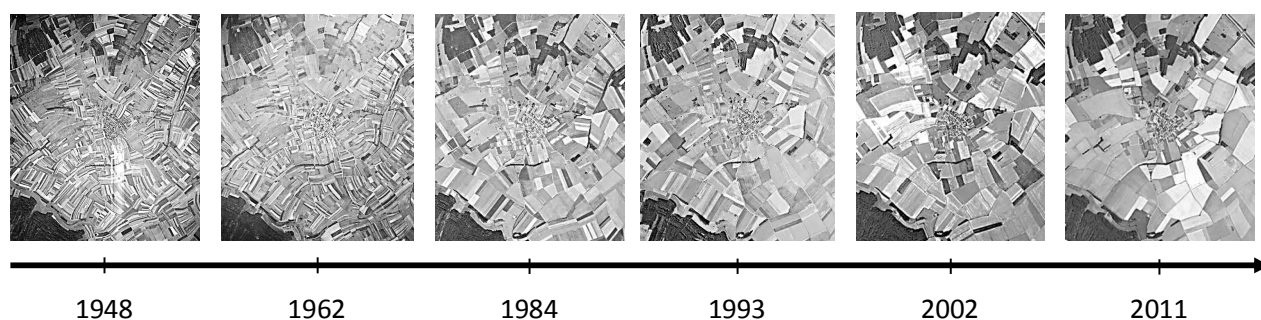


Figure 37 : Evolution des paysages agricoles de l'une des zones d'étude du projet (autour de Méré, Yonne) entre 1948 et 2011. On peut noter un changement du parcellaire particulièrement drastique lié au remembrement entre 1962 et 1984.

Le délai entre les modifications environnementales et les conséquences en termes d'extinction des populations crée une « dette d'extinction » (Kuussaari et al. 2009; Tilman et al. 1994). La sévérité de la dette d'extinction varie en fonction du temps écoulé depuis la modification du milieu, de la structuration spatio-temporelle des habitats et de la durée de génération de l'espèce considérée (Krauss et al. 2010; Kuussaari et al. 2009). Le phénomène opposé peut aussi s'observer après restauration d'un milieu : c'est le « crédit de colonisation » (Piqueray et al. 2011). Ces deux phénomènes sont susceptibles de biaiser nos conclusions car les patterns observés aujourd'hui dépendent du paysage actuel mais aussi de l'environnement passé. Parmi les études empiriques qui comparent l'influence du paysage actuel et passé sur la réponse des communautés de papillons, les résultats montrent que généralement l'héritage historique de l'usage local des sols et de la structure du paysage peut améliorer notre compréhension des communautés présentes aujourd'hui (Bommarco et al. 2014; Ibbe et al. 2011; mais voir Krauss et al. 2010; Sang et al. 2010). L'argument de dette d'extinction a également été avancé pour expliquer l'apparent désaccord entre la structuration génétique des populations de l'Argus bleu-nacré (*Polyommatus coridon*) et la distribution actuelle de ses habitats (Habel et al. 2014). Dans certains cas, le paysage passé prédit mieux les distances génétiques entre populations (Keyghobadi et al. 2005; Pavlacky Jr et al. 2009), alors que parfois le paysage actuel est plus approprié (Jha 2015; Zellmer et Knowles 2009). Nous n'avons pas pu tester de telles hypothèses car malheureusement la version digitalisée des photographies aériennes antérieures disponibles à l'Institut Géographique National (illustrations Figure 37) et des cartes historiques (carte de Cassini, carte d'Etat-major), n'est pas disponible pour les sites d'étude et la digitalisation n'était pas possible dans le temps imparti. Utiliser une séquence temporelle dans les analyses paysagères constitue une perspective de recherche pour de futurs travaux.

Estimer la résistance relative des éléments du paysage à la dispersion grâce aux données génétiques pose aussi la question de l'échelle temporelle prise en compte par les marqueurs génétiques. En effet, la structure génétique observée actuellement est le reflet d'évènements démographiques et de dispersion actuels mais aussi passés, s'étalant sur plusieurs générations (Anderson et al. 2010). Par simulation, Landguth et al. (2010) montrent que le nombre de générations nécessaires pour détecter un effet sur la structure génétique, après mise en place d'une barrière complète à la dispersion, peut varier de 1-15 à 200 générations. Ce nombre dépend principalement des outils analytiques utilisés mais aussi de l'abondance et du kernel de dispersion de l'espèce. Pour estimer le rôle de la structure du paysage actuel sur la dispersion, d'autres méthodes peuvent être appliquées en génétique du paysage : les tests d'assignation qui relient un individu à la population dont il descend et les analyses de parenté qui se focalisent sur les évènements ayant eu lieu au cours de la dernière génération (Anderson et al. 2010). Ces nouvelles pistes sont très

séduisantes mais nécessitent un investissement très important dans la pression d'échantillonnage car les liens de parenté entre individus doivent être reconstitués.

4- Perspectives

a- Le paysage : une mosaïque de taches de milieux et de qualité variés

Les analyses réalisées au cours de ma thèse ont montré que les milieux jouent des rôles parfois complémentaires (prairies, boisements et diversité des communautés), parfois antagonistes sur les papillons (boisements et terres arables limitent les flux de gènes, prairies et éléments linéaires les accroissent). Pour caractériser plus formellement l'effet de cette mosaïque de milieux sur la composition des communautés de papillons, il est possible de calculer des indices d'hétérogénéité du paysage : indice de diversité de Shannon, longueur cumulée de linéaires de lisières entre occupations du sol différentes... Synthétiser un grand nombre de caractéristiques paysagères est également possible au travers d'analyses multivariées (cf. Annexes A et B). Enfin, pour appréhender plus finement la complémentarité des milieux, il est possible de construire un plan d'échantillonnage très ciblé avec par exemple, des prairies i) ayant des degrés de connectivité variés (isolées, plus ou moins connectées par un réseau de bandes enherbées, à moins de x m d'un bois, à moins de x m d'une autre prairie), ii) des habitats adjacents différents (bordées par des haies, adjacentes à un boisement, à une autre prairie), et iii) insérées dans des matrices de différentes composition.

Par ailleurs, construire une carte globale de résistance du paysage implique de modéliser l'influence combinée des différents milieux sur la dispersion des individus. Cela peut se faire de deux façons : soit directement en testant des cartes de résistance multi-habitats, soit en estimant la résistance de chaque élément séparément puis en les combinant. Dans le premier cas, on peut associer les coûts relatifs de différents milieux à « dire d'expert », méthode fortement controversée (Zeller et al. 2012), ou par test de « gammes de coûts » (Koen et al. 2012). Dans le deuxième cas, on peut tout d'abord estimer si les milieux agissent comme frein à la dispersion ou au contraire supportent les flux, puis quantifier la résistance de ces milieux, c'est-à-dire leur associer des valeurs de coût. Enfin, il s'agit de combiner l'influence des différents milieux par addition ou multiplication (Mateo-Sánchez et al. 2015) ou par optimisation de multiple surfaces de coût (Peterman 2014). En suivant cette deuxième approche, mon idée initiale était bien de produire une carte de résistance globale. Pour cela j'ai travaillé en collaboration avec W. Peterman qui a développé un package R ResistanceGA (Peterman et al. 2014b) qui permet non seulement de tester des formes non-linéaires de relation entre variable paysagère continue et résistance à la dispersion, et d'optimiser les valeurs de coût pour chaque variable paysagère séparément, mais aussi de combiner les différentes surfaces de résistance produites par optimisation. Malheureusement, cette méthode très prometteuse s'est avérée inadaptée ici (les modèles ne convergeaient pas), vraisemblablement du fait de la trop faible part de variabilité génétique expliquée par les structures paysagères. De ce fait, j'ai dû utiliser d'autres méthodes qui ne m'ont pas permis d'aller au-delà de l'identification des éléments qui freinent/facilitent la dispersion (Partie II).

Enfin, le rôle la qualité des taches sur leur probabilité d'occupation, de colonisation et d'extinction a été souligné par de nombreuses études (Bauerfeind et al. 2009; Krauss et al. 2004). Même si mon objectif n'était pas de quantifier finement l'influence de la qualité locale de l'habitat sur la diversité génétique et spécifique, il apparaît clairement que les caractéristiques de sites étudiés jouent un rôle significatif sur l'abondance, la diversité, la composition des communautés (cf. Partie I)

et sur la diversité génétique du Myrtil (cf. Partie III). D'une tache à l'autre les caractéristiques de l'habitat peuvent changer fortement, notamment en milieu agricole où la variété des itinéraires techniques et la pluralité des exploitants agricoles font qu'une même occupation du sol englobe une grande variabilité de faciès (pour les prairies : intensité de pâturage, type d'animaux, chargement à l'hectare, fréquence et date de fauche, fertilisation, implantation naturelle ou semis...). Intégrer la qualité des habitats aux estimations de connectivité permettrait de mieux appréhender le fonctionnement des populations et des communautés en milieux agricoles. Si la quantité d'information à récolter pour y parvenir peut être lourde (la qualité de chaque élément doit être quantifiée) et que très peu d'études s'y sont consacrées (revues dans Schooley et Branch 2011), les indices de type Hanski et ceux issus de la théorie des graphes sont tout à fait adaptés pour intégrer la qualité des taches aux calculs de connectivité, et ils ont démontré leur utilité (Almpanidou et al. 2014; Schooley et Branch 2011). Néanmoins, la qualité de l'habitat dépend de nombreux paramètres : disponibilité en nectar, en plante hôte, en zones de refuges, conditions micro-climatiques, type de sol, structure de la végétation... etc. (Dennis et al. 2003). Pour intégrer la qualité des habitats aux calculs de connectivité, un indice de qualité global, synthétisant l'ensemble de ces caractéristiques, doit donc être développé au préalable. Par ailleurs, le développement de graphes spatio-temporels (del Mondo et al. 2010) devrait permettre de considérer la temporalité des ressources (variabilité intra saisonnière de la qualité des prairies en fonction de la fauche et du pâturage) dans les calculs de connectivité, même si celle-ci reste complexe à traiter. Des approches intermédiaires peuvent offrir des alternatives séduisantes pour intégrer la qualité des taches aux calculs de connectivité, il est possible, par exemple, de combiner modèle de niche et théorie des graphes. A partir des diverses variables environnementales disponibles (occupation des sols, usage des sols, microclimat, pédologie, disponibilité de ressources locales...), des tâches favorables sont délimitées et leur capacité d'accueil quantifiée, puis la connectivité des taches et du réseau sont ensuite calculées à l'aide de la théorie des graphes (Foltête et al. 2012).

Dans le cas des papillons de jour, groupe très largement influencé par les conditions locales du milieu (Collinge et al. 2003; Krämer et al. 2012; Pöyry et al. 2009; Thomas et al. 2011), il y a fort à parier que la prise en compte de la qualité des milieux dans la modélisation de la connectivité porte ses fruits.

b- L'intégration de données complémentaires en génétique du paysage

Les développements méthodologiques en génétique du paysage permettent de modéliser le lien entre structure du paysage et dispersion de multiples façons ; il est parfois difficile de choisir une méthode : chemin de moindre coût (Adriaensen et al. 2003), méthode des transects (Emaresi et al. 2011), transect de moindre coût (van Strien et al. 2012), théorie des circuits (MacRae et al. 2008), modèle individu-centré (Coulon et al. 2015), modèle de « gravité » (Murphy et al. 2010b)... Le risque est de se perdre dans l'application de méthodes au détriment des questions biologiques sous-jacentes. Néanmoins, il aurait été intéressant de tester des modélisations alternatives du lien entre structure du paysage et flux de gènes qui intègrent le comportement des organismes, les caractéristiques des taches et la taille des populations.

Le développement de modèles individu-centrés intégrant de la variabilité individuelle et des paramètres comportementaux (distance de perception, angle, direction, fréquence, longueur des mouvements...), en plus des valeurs de coût, peut affiner notre compréhension des mécanismes de déplacement et de leurs conséquences sur la dynamique des populations (Cushman et al. 2013a; Doerr

et al. 2011). Néanmoins, ces modèles nécessitent de l'expertise en programmation et un certain nombre de paramètres disponibles uniquement pour quelques espèces modèles (Kool et al. 2012) et qui sont susceptibles de varier fortement en fonction des contextes. En effet, les capacités de dispersion sont, par exemple, soumises à des pressions évolutives qui peuvent faire varier les taux de dispersion en quelques générations en fonction de la distribution des ressources dans l'espace (Baguette et van Dyck 2007; Delattre et al. 2013a; Mennechez et al. 2004). L'acquisition de nouvelles données au travers d'observations et d'expérimentations, cruciales en amont de la construction de ces modèles, peut s'avérer pertinente pour des espèces à fort enjeux de conservation. D'autre part, le « simulateur stochastique de mouvement » développé par Palmer et al. (2011) est un modèle plus simple qui intègre seulement deux paramètres : la distance de perception et le biais directionnel (qui traduit la corrélation de direction entre mouvements successifs). Ce modèle a prouvé son efficacité en comparaison du chemin de moindre coût et de la théorie des circuits chez un amphibien et un oiseau (Coulon et al. 2015). Ce type de modèle est susceptible d'améliorer de manière substantielle notre compréhension de la structure génétique des espèces, sans pour autant nécessiter l'acquisition de nombreuses données de comportements.

De même, la connectivité démographique (flux d'individus entre populations) a une influence sur les paramètres démographiques locaux tels que les taux de croissance ou la persistance des populations (Lowe et Allendorf 2010). Or si flux de gènes et flux d'individus sont intimement liés, les données génétiques n'apportent pas toujours d'informations précises sur la connectivité démographique car seuls les événements de dispersion suivis de succès reproducteur sont pris en compte par les flux de gènes (Lowe et Allendorf 2010) : une partie des mouvements ne « s'imprime pas » dans le patrimoine génétique. Par ailleurs, des flux démographiques déséquilibrés entre populations de tailles très différentes peuvent biaiser les estimations de la résistance du paysage entre ces populations (Lowe et Allendorf 2010).

Les flux de gènes et d'individus entre taches d'habitat dépendent bien entendu de la structure du paysage entre ces localisations mais aussi des caractéristiques locales des taches. D'une part, les capacités d'accueil des taches vont jouer sur les flux démographiques (Murphy et al. 2010a). D'autre part, le choix de futurs habitats est influencé par les caractéristiques des taches dans lesquelles les individus ont évolué. Cet « isolement par l'environnement » vient se surimposer à l'isolement par la résistance (Pflüger et Balkenhol 2014; Wang et Bradburd 2014). De plus, l'émigration et l'installation varient selon les caractéristiques des taches, or ces phases, qui font partie d'un événement de dispersion (émigration, transferts et installation, cf. Figure 4), ne sont quasiment jamais prises en compte dans les analyses en génétique du paysage, qui se focalisent exclusivement sur la phase de transfert.

Intégrer l'isolement par l'environnement et les flux démographiques dans les analyses aurait nécessité de décrire localement les sites et d'estimer la densité de Myrtil en chaque point de l'échantillonnage génétique, ce qui n'a pas été envisagé.

c- Vers des modèles combinant sélection d'habitat et dispersion

Malgré l'intérêt des modèles de distribution des espèces, ils n'expliquent parfois que très partiellement les occurrences observées et prédisent des évolutions de distribution en réponse aux changements climatiques peu crédibles (Bateman et al. 2013; Franklin 2010; Kubisch et al. 2014). En conséquence, la tendance est au développement de modèles de distribution qui intègrent les capacités de dispersion et les interactions entre espèces (Boulangeat et al. 2012; Urban et al. 2013).

Les hypothèses « tout ou rien » de dispersion nulle ou illimitée utilisées en première approche sont peu réalistes au vu des taux de dispersion des espèces généralement observés (Travis et al. 2013). Des progrès ont été possibles grâce à l'intégration de la dispersion « au plus proche voisin » dans des modèles itératifs (à chaque itération l'espèce peut accéder à l'habitat favorable le plus proche), puis par la prise en compte de kernels de dispersion plus pragmatiques (Engler et Guisan 2009; Iversen et al. 2011). Très récemment, des modèles mécanistes prometteurs intégrant kernels de dispersion et interactions entre espèces ont été développés, mais ces modèles sont complexes et requièrent de l'expertise, des paramétrisations et des capacités de calculs importantes (Barnagaud et al. 2015; Génard et Lescourret 2013; Travis et al. 2013). A l'heure actuelle, ces outils ne sont accessibles qu'à des spécialistes.

Des méthodes et des modèles ont été développés en réponse au besoin grandissant d'intégrer des contraintes à la dispersion pour prédire les évolutions de distribution avec l'évolution climatique et le changement d'occupation des sols, mais aussi pour améliorer les prédictions de distributions actuelles (Bocedi et al. 2014; Engler et al. 2012; Nobis et Normand 2014). Cependant, pour l'instant ils ne permettent pas de paramétrer une dispersion hétérogène dans l'espace qui inclut la résistance des structures paysagères à la dispersion des espèces. Or améliorer les continuités écologiques dans le cadre de la Trame Verte et Bleue a bien pour vocation de permettre à la fois le maintien des populations, mais aussi la dispersion des individus dans le paysage.

L'analyse de la distribution spatiale des espèces ne renseigne que partiellement sur le devenir des populations si elle ne prend pas en compte la dispersion, et le fonctionnement démographique et génétique des populations. L'idéal serait évidemment de construire des modèles mécanistes, cependant les informations disponibles sont souvent insuffisantes et les temps de calculs et la sophistication des modèles limitent leur utilisation en routine. Combiner modèle de distribution « classique » et kernel de résistance³⁸ (Compton et al. 2007; Etherington et al. 2014) peut être une alternative simple, efficace et envisageable (Figure 38). Le kernel de dispersion et la carte de résistance, nécessaires à la modélisation du kernel de résistance, peuvent être estimés par des analyses de génétique du paysage (Broquet et Petit 2009) et/ou des observations directes de mouvements.

³⁸ Kernel de résistance : kernel de dispersion prenant en compte la résistance des milieux à la dispersion des espèces.

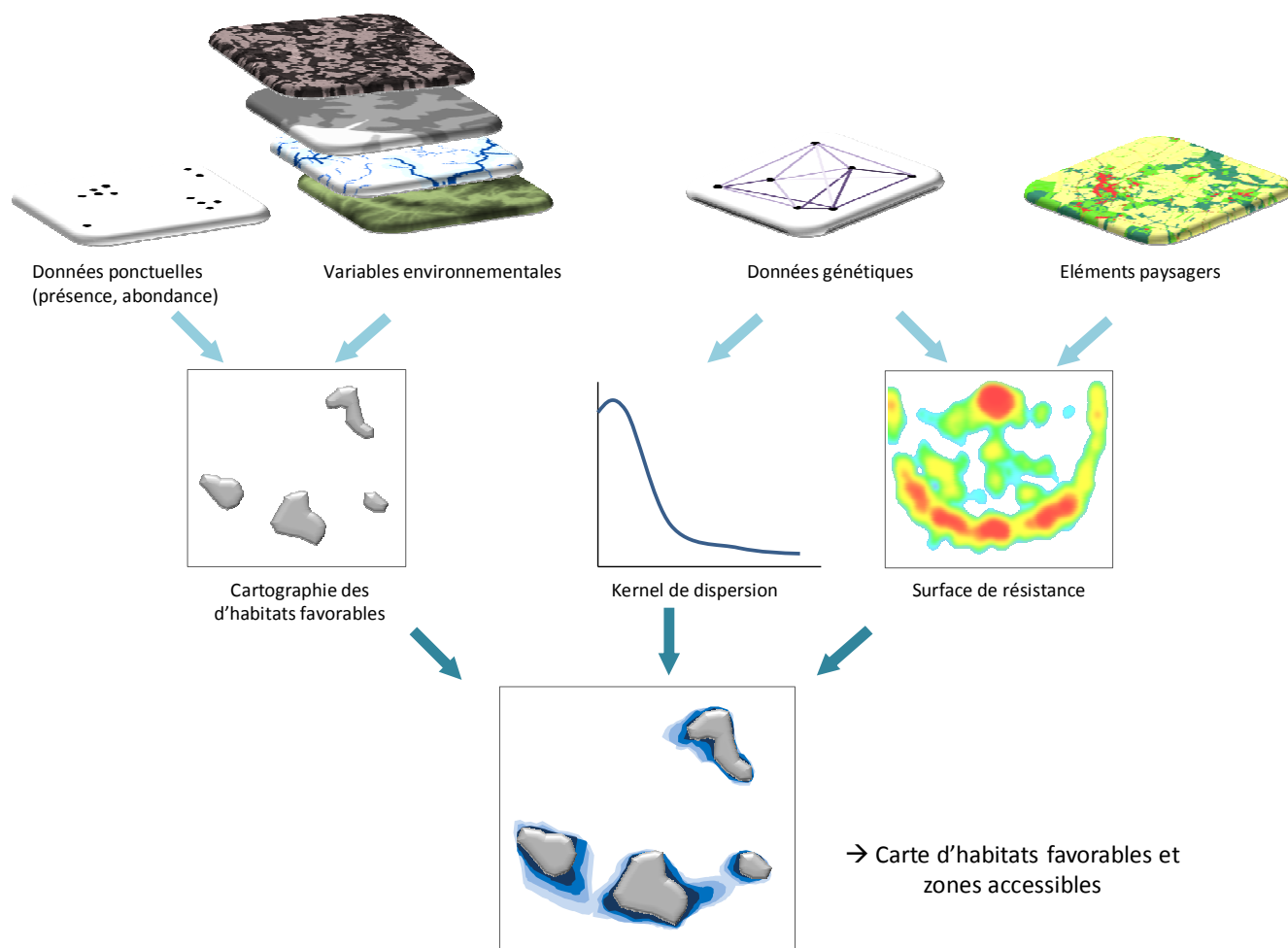


Figure 38 : Proposition d'un modèle combinant sélection de l'habitat et dispersion dans un environnement hétérogène. Ici le kernel de dispersion et la résistance des structures paysagères à la dispersion de l'espèce sont déterminés grâce à la génétique du paysage. La surface de résistance peut être paramétrée en appliquant la méthode des chemins de moindre coût, la théorie des circuits ou des modèles individu-centrés.

Conclusion : la place de la connectivité dans le cadre des politiques de conservation de la biodiversité

L'effet de la connectivité des habitats sur la diversité génétique, les flux de gènes, la persistance des populations et la diversité des communautés dépend à la fois des traits des espèces (Partie I, Amos et al. 2012; Barbaro et van Halder 2009; Engler et al. 2014; Öckinger et al. 2010; Prugh et al. 2008) et du contexte paysager (Balkenhol et al. 2013; Lange et al. 2010; Pardini et al. 2010; Villard et Metzger 2014). Cette complexité pourrait s'expliquer en partie par l'interaction entre distance entre ressources et capacité de dispersion qui induit que le comportement des individus change avec le grain du paysage (Baguette et van Dyck 2007). Il semble ainsi que la réponse des populations et des communautés à la connectivité des habitats ne soit pas linéaire et qu'il existe des niveaux de quantité d'habitat ou de proximité entre taches en-deçà et au-delà desquels améliorer la continuité écologique n'aura pas ou peu d'effet. La notion de seuil qui apparaît ici mérite d'être approfondie car elle a de réelles conséquences en matière de conservation, et le gestionnaire est en attente de repères simples : dans quelles situations faut-il restaurer les habitats dégradés ? Augmenter la surface d'habitat ? Reconnecter des taches d'habitat ?

Cependant, une connaissance approfondie du fonctionnement du système est nécessaire pour agir en connaissance de cause, il n'y a pas de « recette miracle ». Les actions de conservation, qui représentent des investissements financiers importants, doivent être réfléchies au cas par cas. Le modèle développé par Radchuk et al. (2012) pour la conservation de l'Azuré des mouillères (*Maculinea alcon*) aux Pays-Bas est exemplaire dans ce sens car, pour un budget fixé et dans quatre contextes géographiques réels, il évalue le potentiel de différents *scenarii* de gestion : augmenter la taille des taches, améliorer la qualité des taches, accroître la connectivité, ou encore réintroduire des individus. Toutefois, les informations démographiques et comportementales détaillées qui ont été utilisées pour paramétrer ce modèle sont rarement disponibles pour d'autres espèces. Or il est parfois nécessaire d'agir en l'absence de ces informations et dans l'attente de leur acquisition.

Si cette thèse ne permet pas d'apporter de solutions « clé en main », les résultats et les réflexions qui en découlent amènent à proposer des stratégies de gestion selon différentes situations concrètes. Ainsi, de manière sûrement très (trop ?) simpliste, dans les situations où la plupart des habitats sont accessibles aux individus, et celles à l'inverse, pour lesquelles les individus sont cantonnés à une seule tache isolée, améliorer la connectivité n'aura pas/peu d'effet (respectivement situations A et C, Figure 39). Dans le premier cas (situation A, Figure 39), si la viabilité des populations est menacée, améliorer la qualité des taches est certainement une solution pertinente. Lorsque les habitats sont trop fragmentés et dispersés pour que des échanges soient importants (situation C, Figure 39), la priorité est sûrement de maintenir, restaurer, voire agrandir les taches existantes qui sont cruciales pour enrayer l'extinction des populations. Il faut toutefois garder à l'esprit que l'isolement de ces populations peut devenir problématique à long terme. Les actions de restauration de la connectivité des Schémas Régionaux de Cohérence Ecologique doivent préférentiellement cibler les zones pour lesquelles seule une partie des taches d'habitat est accessible aux individus de l'espèce d'intérêt (ou du groupe d'espèces) et que cette situation fragilise les populations en place (situation B, Figure 39).

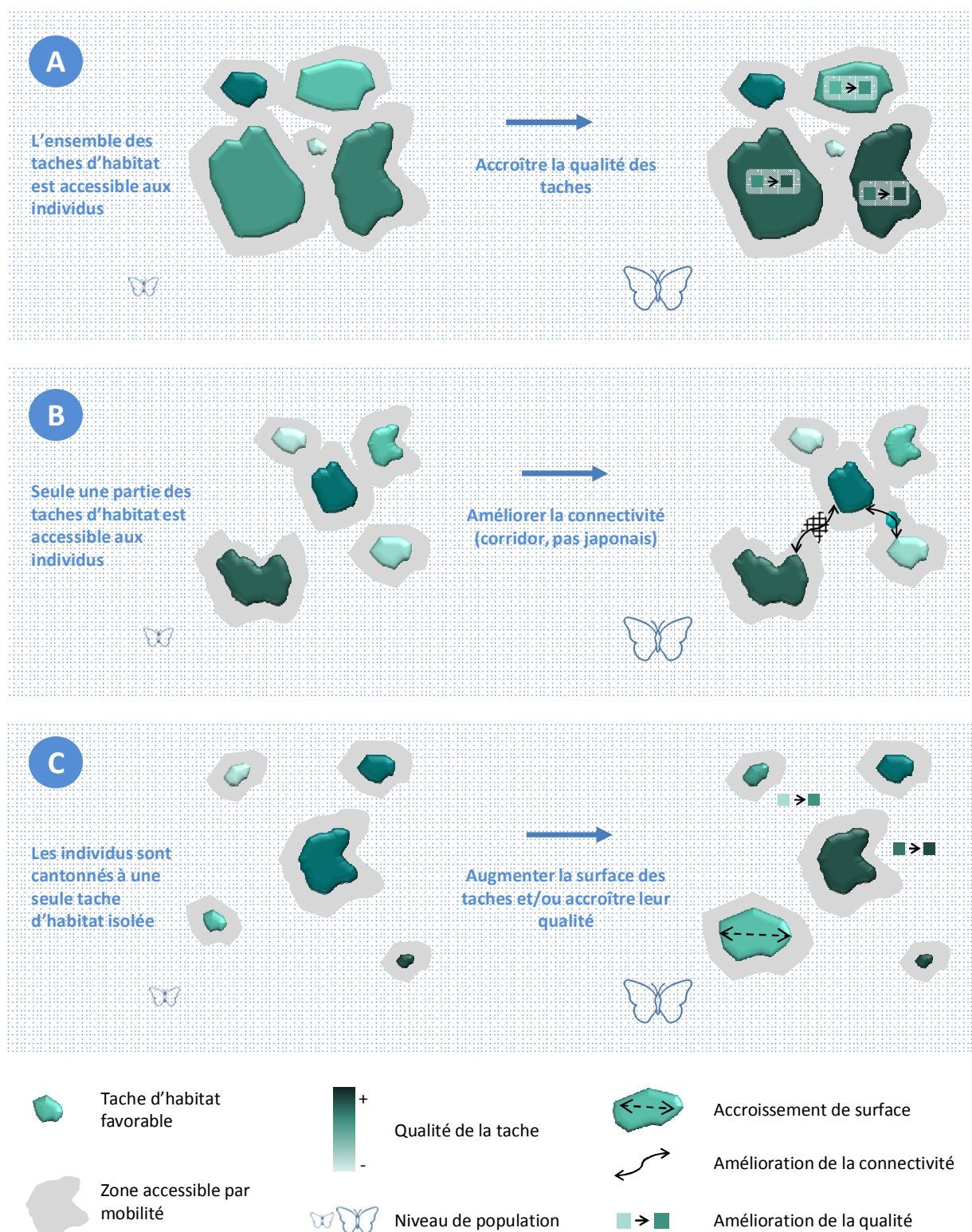


Figure 39 : Propositions de gestion selon différents cas concrets. Lorsque l'ensemble des taches d'habitat est accessible aux individus, améliorer la connectivité n'aura pas d'effet (situation A), de même lorsque les individus sont cantonnés à une seule tache (situation C). Entre ces deux extrêmes, un optimum existe pour lequel accroître la connectivité en améliorant la perméabilité de la matrice aura un effet positif sur la biodiversité (situation B).

Au-delà de l'influence de la connectivité des habitats sur le devenir des populations, la question de la complémentarité des milieux soulevée par ce travail nous invite également à réfléchir la Trame Verte et Bleue non plus comme une superposition de sous-trames indépendantes, comme c'est généralement le cas (Figure 40) (Allag-Dhuisme et al. 2010a), mais en intégrant les effets additifs, les synergies et les interactions qui les unissent. La connectivité entre habitats complémentaires est d'autant plus importante pour des espèces à cycle de vie complexe pour lesquelles adultes et juvéniles occupent des habitats distincts, comme par exemple les amphibiens (Decout et al. 2012) et, dans une moindre mesure, certains papillons pour lesquels les distributions des plantes-hôtes et des plantes nectarifères sont spatialement disjointes.

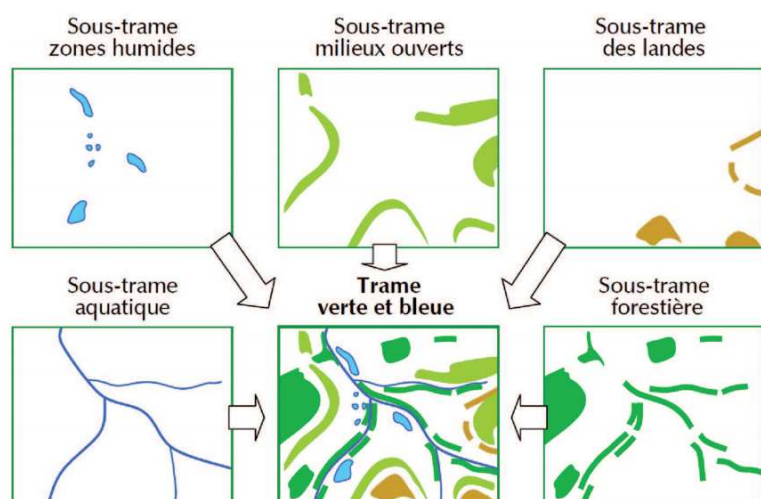


Figure 40 : Conception de la Trame Verte et Bleue comme un ensemble de sous-trames. Illustration tirée de Allag-Dhuisme et al. (2010a).

Par ailleurs, la conceptualisation des sous-trames comme composées de réservoirs de biodiversité reliés par des corridors de différents types (linéaire, paysager, en pas japonais, Figure 41) peut s'avérer pertinente dans des paysages homogènes où le contraste entre matrice et habitat favorables est fort et pour des espèces inféodées à un seul type de milieu. Néanmoins, ce modèle est trop simplificateur pour des territoires hétérogènes et des espèces à cycles de vie complexes dépendant de différents milieux ou des espèces plus « généralistes » capables de s'adapter à plusieurs milieux. Pour s'affranchir de la vision restrictive « matrice/tache/corridor », on peut assimiler le paysage à une mosaïque (Figure 41) dans laquelle chaque tache est caractérisée par sa plus ou moins grande capacité à fournir des ressources pour l'espèce (Kupfer et al. 2006; Murphy et Lovett-Doust 2004; Vanpeene-Bruhier et al. 2014).

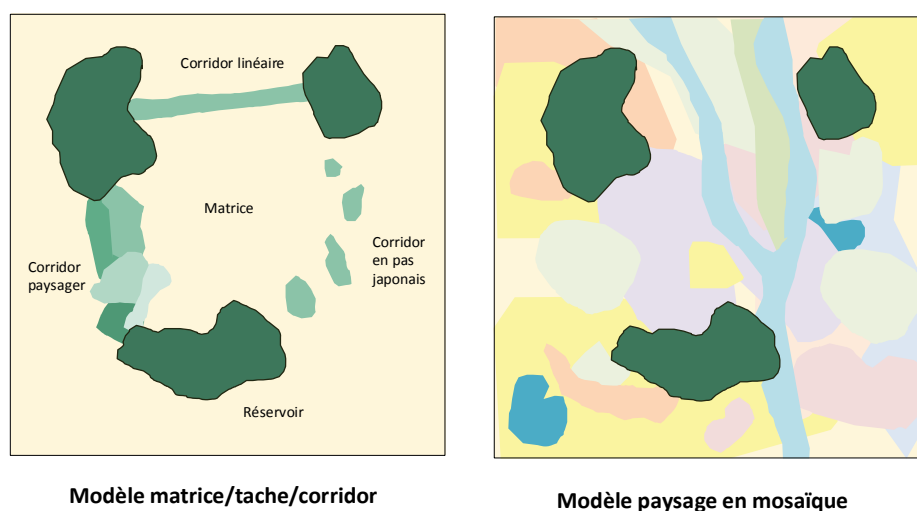


Figure 41 : Deux visions différentes du fonctionnement du paysage : modèle tache / matrice / corridor vs paysage en mosaïque.

Si la connectivité a parfois un effet faible voire négligeable sur la structure des populations et des communautés, c'est que la dispersion n'est qu'un des nombreux processus qui façonnent la diversité du vivant et le fonctionnement des systèmes. D'autres facteurs interviennent pour expliquer la structuration génétique des populations : la variabilité comportementale individuelle, l'équilibre entre reproduction et mortalité, les caractéristiques locales des taches. De même, la part de la dispersion dans la distribution des espèces est modérée par certains chercheurs qui nuancent l'importance de la connectivité des habitats pour préserver la biodiversité (Boulangeat et al. 2012; Hodgson et al. 2011; Urban et al. 2013). Les interactions intra- et inter-spécifiques, la stochasticité de l'environnement ainsi que la taille et la qualité locale des taches sont autant d'éléments à ne pas négliger.

Les résultats de ma thèse montrent que la connectivité du paysage ne doit pas occulter l'importance de la qualité des milieux qui constituent la trame. Améliorer la qualité des éléments peut être plus déterminant qu'accroître leur connexion. De ce fait, la politique de Trame Verte et Bleue vise à une amélioration des continuités, mais également une amélioration générale de la qualité écologique des habitats et du paysage (Allag-Dhuisme et al. 2010a). Pour augmenter le potentiel des prairies et des éléments linéaires enherbés pour la conservation des papillons, la gestion de la végétation est primordiale. En effet, les analyses présentées dans la Partie I et dans l'Annexe A montrent que les communautés dépendent principalement des caractéristiques locales : la disponibilité en nectar, la diversité en plantes-hôtes et l'intensité de gestion. Retarder la fauche, diminuer la pression de pâturage et favoriser l'implantation naturelle de la végétation plutôt que le semis de graminées, semblent donc être des mesures favorables aux papillons.

Dans le contexte actuel de déclin massif de la biodiversité et pour anticiper les besoins des espèces à se déplacer avec les changements globaux, la restauration des continuités écologiques est le nouveau paradigme en biologie de la conservation («connectivity conservation », Crooks 2006; IUCN 2007). Cet effort est à saluer car la connectivité joue effectivement un rôle important dans la préservation de la biodiversité. De plus, la prise en compte du rôle de la dispersion témoigne d'une évolution dans les politiques de conservation de la biodiversité : d'une vision statique de la nature vers un système dynamique en mouvement et en évolution. Néanmoins, selon les situations, d'autres actions sont parfois plus sûres et efficaces comme préserver les habitats de bonne qualité et restaurer des habitats dégradés (Hodgson et al. 2009; objectif 6 de la stratégie nationale pour la biodiversité, Ministère de l'écologie du Développement durable et de l'énergie 2012; Prevedello et Vieira 2010).

Les deux stratégies sont liées, elles se complètent : améliorer la qualité des taches à l'échelle du paysage et créer/restaurer de nouveaux habitats augmente la connectivité globale du territoire (Schooley et Branch 2011). De même, accroître la perméabilité de la matrice peut réduire les « effets de bordure » qui impactent négativement la qualité des taches.

Accroître la connectivité, améliorer la qualité des taches, restaurer les habitats et agrandir les surfaces favorables, sont plusieurs stratégies qui s'offrent au gestionnaire. Celui-ci doit adapter ses décisions selon les situations, les taxons d'intérêt et les enjeux. Il peut également associer différentes mesures de gestion pour profiter des synergies qui existent entre elles et augmenter la résistance du système.

Références

- Adriaensen, F., Chardon, J.P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H., Matthysen, E., 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64, 233-247.
- Akbar, K.F., Hale, W.H.G., Headley, A.D., Ashraf, I., 2010. Evaluation of conservation status of roadside verges and their vegetation in North England. *Polish Journal of Ecology* 58, 459-467.
- Allag-Dhuisme, F., Amsallem, J., Barthod, C., Deshayes, M., Graffin, V., Lefeuvre, C., Salles, E., Barnetche, C., Brouard-Masson, J., Delaunay, A., Garnier, C.C., Trouvilliez, J., 2010a. Choix stratégiques de nature à contribuer à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques - premier document en appui à la mise en œuvre de la Trame verte et bleue en France. Proposition issue du comité opérationnel Trame verte et bleue. , p. 74. MEEDDM.
- Allag-Dhuisme, F., Barthod, C., Bielsa, S., Brouard-Masson, J., Graffin, V., Vanpeene, S., 2010b. Prise en Compte des Orientations Nationales Pour la Préservation et la Remise en Bon État des Continuités Écologiques Pour les Grandes Infrastructures Linéaires de l'État et de Ses Établissements Publics. Troisième Document en Appui À la Mise en œuvre de la Trame Verte et Bleue en France. Proposition Issue du Comité Opérationnel. Trame verte et bleue, MEEDDM, Paris
- Almpanidou, V., Mazaris, A.D., Mertzanis, Y., Avraam, I., Antoniou, I., Pantis, J.D., Sgardelis, S.P., 2014. Providing insights on habitat connectivity for male brown bears: A combination of habitat suitability and landscape graph-based models. *Ecological Modelling* 286, 37-44.
- Alofs, K.M., Fowler, N.L., 2010. Habitat fragmentation caused by woody plant encroachment inhibits the spread of an invasive grass. *Journal of Applied Ecology* 47, 338-347.
- Amos, J.N., Bennett, A.F., Mac Nally, R., Newell, G., Pavlova, A., Radford, J.Q., Thomson, J.R., White, M., Sunnucks, P., 2012. Predicting Landscape-Genetic Consequences of Habitat Loss, Fragmentation and Mobility for Multiple Species of Woodland Birds. *PLoS one* 7, 30888.
- Anderson, C.D., Epperson, B.K., Fortin, M.-J., Holderegger, R., James, P.M.A., Rosenberg, M.S., Scribner, K.T., Spear, S., 2010. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetic studies of gene flow. *Molecular Ecology* 19, 3565-3575.
- Arnaud, J.-F., 2003. Metapopulation genetic structure and migration pathways in the land snail *Helix aspersa*: influence of landscape heterogeneity. *Landscape Ecology* 18, 333-346.
- Arponen, A., Heikkinen, R.K., Paloniemi, R., Pöyry, J., Similä, J., Kuussaari, M., 2013. Improving conservation planning for semi-natural grasslands: Integrating connectivity into agri-environment schemes. *Biological Conservation* 160, 234-241.
- Askins, R.A., Philbrick, M.J., Sugeno, D.S., 1987. Relationship between the regional abundance of forest and the composition of forest bird communities. *Biological Conservation* 39, 129-152.
- Aviron, S., Herzog, F., Klaus, I., Schüpbach, B., Jeanneret, P., 2011. Effects of Wildflower Strip Quality, Quantity, and Connectivity on Butterfly Diversity in a Swiss Arable Landscape. *Restoration Ecology* 19, 500-508.
- Baguette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V.M., Turlure, C., 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* 88, 310-326.
- Baguette, M., van Dyck, H., 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22, 1117-1129.
- Bailey, D., Schmidt-Entling, M.H., Eberhart, P., Herrmann, J.D., Hofer, G., Kormann, U., Herzog, F., 2010. Effects of habitat amount and isolation on biodiversity in fragmented traditional orchards. *Journal of Applied Ecology* 47, 1003-1013.
- Balkenhol, N., Pardini, R., Cornelius, C., Fernandes, F., Sommer, S., 2013. Landscape-level comparison of genetic diversity and differentiation in a small mammal inhabiting different fragmented landscapes of the Brazilian Atlantic Forest. *Conservation Genetics* 14, 355-367.
- Balkenhol, N., Waits, L.P., Dezzani, R.J., 2009. Statistical approaches in landscape genetics: an evaluation of methods for linking landscape and genetic data. *Ecography* 32, 818-830.
- Barbaro, L., van Halder, I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32, 321-333.
- Barnagaud, J.-Y., Papaix, J., Gimenez, O., Svenning, J.-C., 2015. Dynamic spatial interactions between the native invader Brown-headed Cowbird and its hosts. *Diversity and Distributions* 21, 511-522.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., MacGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51-57.
- Bateman, B.L., Murphy, H.T., Reside, A.E., Mokany, K., VanDerWal, J., 2013. Appropriateness of full-, partial- and no-dispersal scenarios in climate change impact modelling. *Diversity and Distributions* 19, 1224-1234.
- Bauerfeind, S.S., Theisen, A., Fischer, K., 2009. Patch occupancy in the endangered butterfly *Lycaena helle* in a fragmented landscape: effects of habitat quality, patch size and isolation. *Journal of Insect Conservation* 13, 271-277.
- Bender, D.J., Tischendorf, L., Fahrig, L., 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology* 18, 17-39.

- Benedick, S., White, T.A., Searle, J.B., Hamer, K.C., Mustafa, N., Khen, C.V., Mohamed, M., Schilthuizen, M., Hill, J.K., 2007. Impacts of habitat fragmentation on genetic diversity in a tropical forest butterfly on Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 23, 623-634.
- Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A.-C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis : Organic agriculture, biodiversity and abundance. *Journal of Applied Ecology* 42, 261-269.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18, 182-188.
- Bergman, K.-O., Askling, J., Ekberg, O., Ignell, H., Wahlman, H., Milberg, P., 2004. Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* 27, 619-628.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M., Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study : Biodiversity in European Agro-ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 45, 141-150.
- Binzenhöfer, B., Schröder, B., Strauss, B., Biedermann, R., Settele, J., 2005. Habitat models and habitat connectivity analysis for butterflies and burnet moths – The example of *Zygaena carniolica* and *Coenonympha arcania*. *Biological Conservation* 126, 247-259.
- Blair, C., Jiménez Arcos, V.H., Mendez de la Cruz, F.R., Murphy, R.W., 2013. Landscape Genetics of Leaf-Toed Geckos in the Tropical Dry Forest of Northern Mexico. *PLoS one* 8, e57433.
- Blitzer, E.J., Dormann, C.F., Holzschuh, A., Klein, A.-M., Rand, T.A., Tscharnke, T., 2012. Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 146, 34-43.
- Bocedi, G., Palmer, S.C.F., Pe'er, G., Heikkinen, R.K., Matsinos, Y.G., Watts, K., Travis, J.M.J., 2014. RangeShifter: a platform for modelling spatial eco-evolutionary dynamics and species' responses to environmental changes. *Methods in Ecology and Evolution* 5, 388-396.
- Bommarco, R., Lindborg, R., Marini, L., Öckinger, E., 2014. Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and Distributions* 20, 591-599.
- Bonte, D., van Dyck, H., Bullock, J.M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V.M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T.G., Chaput-Barday, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C.M., Palmer, S.C.F., Turlure, C., Travis, J.M.J., 2012. Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87, 290-312.
- Börschig, C., Klein, A.-M., von Wehrden, H., Krauss, J., 2013. Traits of butterfly communities change from specialist to generalist characteristics with increasing land-use intensity. *Basic and Applied Ecology* 14, 547-554.
- Boulangeat, I., Gravel, D., Thuiller, W., 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters* 15, 584-593.
- Boyce, M.S., MacDonald, L.L., 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 268-272.
- Brakefield, P.M., 1982. Ecological Studies on the Butterfly *Maniola jurtina* in Britain. I. Adult Behaviour, Microdistribution and Dispersal. *Journal of Animal Ecology* 51, 713-726.
- Broquet, T., Petit, E., 2009. Molecular estimation of dispersal for ecology and population genetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 193-216.
- Brückmann, S.V., Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., 2010. Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47, 799-809.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach 2nd Edition. Springer-Verlag, New York, USA.
- Bush, G.L., 1975. Modes of Animal Speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6, 339-364.
- Calabrese, J.M., Fagan, W.F., 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2, 529-536.
- Chapuis, M.-P., Estoup, A., 2007. Microsatellite Null Alleles and Estimation of Population Differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24, 621-631.
- Chave, J., 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7, 241-253.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 343-366.
- Clarke, R.T., Rothery, P., Raybould, A.F., 2002. Confidence limits for regression relationships between distance matrices: Estimating gene flow with distance. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 7, 361-372.
- Clausen, H.D., Holbeck, H.B., Reddersen, J., 2001. Factors influencing abundance of butterflies and burnet moths in the uncultivated habitats of an organic farm in Denmark. *Biological Conservation* 98, 167-178.
- Collier, N., Gardner, M., Adams, M., MacMahon, C.R., Benkendorff, K., Mackay, D.A., 2010. Contemporary habitat loss reduces genetic diversity in an ecologically specialized butterfly : Contemporary habitat loss and genetic diversity. *Journal of Biogeography* 37, 1277-1287.
- Collinge, S.K., Prudic, K.L., Oliver, J.C., 2003. Effects of Local Habitat Characteristics and Landscape Context on Grassland Butterfly Diversity. *Conservation Biology* 17, 178-187.

Références

- Compton, B.W., MacGarigal, K., Cushman, S.A., Gamble, L.R., 2007. A Resistant-Kernel Model of Connectivity for Amphibians that Breed in Vernal Pools. *Conservation Biology* 21, 788-799.
- Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Baldi, A., Batàry, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Knop, E., Marshall, E.J.P., Tschardtke, T., Verhulst, J., 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology* 49, 695-705.
- Conradt, L., Roper, T.J., 2006. Nonrandom Movement Behavior at Habitat Boundaries in Two Butterfly Species: Implications for Dispersal. *Ecology* 87, 125-132.
- Coulon, A., Aben, J., Palmer, S.C.F., Stevens, V.M., Callens, T., Strubbe, D., Lens, L., Matthysen, E., Baguette, M., Travis, J.M.J., 2015. A stochastic movement simulator improves estimates of landscape connectivity. *Ecology* 96, 2203-2213.
- Cousins, S.A.O., Ohlson, H., Eriksson, O., 2007. Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. *Landscape Ecology* 22, 723-730.
- Cozzi, G., Müller, C.B., Krauss, J., 2008. How do local habitat management and landscape structure at different spatial scales affect fritillary butterfly distribution on fragmented wetlands? *Landscape Ecology* 23, 269-283.
- Crawford, L.A., Desjardins, S., Keyghobadi, N., 2011. Fine-scale genetic structure of an endangered population of the Mormon metalmark butterfly (*Apodemia mormo*) revealed using AFLPs. *Conservation Genetics* 12, 991-1001.
- Crooks, K.R., 2006. *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press.
- Croxton, P.J., Hann, J.P., Greatorex-Davies, J.N., Sparks, T.H., 2005. Linear hotspots? The floral and butterfly diversity of green lanes. *Biological Conservation* 121, 579-584.
- Cushman, S.A., MacRae, B., Adriaensen, F., Beier, P., Shirley, M., Zeller, K., 2013a. Biological corridors and connectivity, In *Key Topics in Conservation Biology* 2. pp. 384-404.
- Cushman, S.A., Shirk, A.J., Landguth, E.L., 2013b. Landscape genetics and limiting factors. *Conservation Genetics* 14, 263-274.
- Dapporto, L., Habel, J.C., Dennis, R.L.H., Schmitt, T., 2011. The biogeography of the western Mediterranean: Elucidating contradictory distribution patterns of differentiation in *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 103, 571-577.
- Davis, J., Debinski, D., Danielson, B., 2007. Local and landscape effects on the butterfly community in fragmented Midwest USA prairie habitats. *Landscape Ecology* 22, 1341-1354.
- Davis, J.M., Stamps, J.A., 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 411-416.
- Declerck, K., Maes, D., van Calster, H., Jansen, I., Pollet, M., Dekoninck, W., Baert, L., Grootaert, P., van Diggelen, R., Bonte, D., 2015. Importance of core and linear marsh elements for wetland arthropod diversity in an agricultural landscape. *Insect Conservation and Diversity* 8, 289-301.
- Deconchat, M., Ouin, A., Andrieu, E., 2014. BILISSE : La biodiversité des lisières forestières. Rapport final., p. 82.
- Decout, S., Manel, S., Miaud, C., Luque, S., 2012. Integrative approach for landscape-based graph connectivity analysis: a case study with the common frog (*Rana temporaria*) in human-dominated landscapes. *Landscape Ecology* 27, 267-279.
- del Mondo, G., Stell, J.G., Claramunt, C., Thibaud, R., 2010. A graph model for spatio-temporal evolution. *Journal of Universal Computer Science* 16, 1452-1477.
- Delattre, T., Baguette, M., Burel, F., Stevens, V.M., Quénol, H., Vernon, P., 2013a. Interactive effects of landscape and weather on dispersal. *Oikos*, 1576-1585.
- Delattre, T., Burel, F., Humeau, A., Stevens, V.M., Vernon, P., Baguette, M., 2010a. Dispersal mood revealed by shifts from routine to direct flights in the meadow brown butterfly *Maniola jurtina*. *Oikos* 119, 1900-1908.
- Delattre, T., Pichancourt, J.-B., Burel, F., Kindlmann, P., 2010b. Grassy field margins as potential corridors for butterflies in agricultural landscapes: A simulation study. *Ecological Modelling* 221, 370-377.
- Delattre, T., Vernon, P., Burel, F., 2013b. An agri-environmental scheme enhances butterfly dispersal in European agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, 102-109.
- Dennis, R.L.H., 2004. Butterfly habitats, broad-scale biotope affiliations, and structural exploitation of vegetation at finer scales: the matrix revisited. *Ecological Entomology* 29, 744-752.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G., van Dyck, H., 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos Imprimé* 102, 417-426.
- Diamond, J.M., 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation* 7, 129-146.
- Didham, R.K., Kapos, V., Ewers, R.M., 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos* 121, 161-170.
- Doerr, V.A.J., Barrett, T., Doerr, E.D., 2011. Connectivity, dispersal behaviour and conservation under climate change: a response to Hodgson et al. *Journal of Applied Ecology* 48, 143-147.
- Donald, P.F., Evans, A.D., 2006. Habitat connectivity and matrix restoration: the wider implications of agri-environment schemes. *Journal of Applied Ecology* 43, 209-218.
- Dover, J., Settele, J., 2009. The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation* 13, 3-27.
- Dover, J., Sparks, T., 2000. A review of the ecology of butterflies in British hedgerows. *Journal of Environmental Management* 60, 51-63.

- Dover, J., Sparks, T., Clarke, S., Gobbett, K., Glossop, S., 2000. Linear features and butterflies: the importance of green lanes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 80, 227-242.
- Dover, J.W., Fry, G.L.A., 2001. Experimental simulation of some visual and physical components of a hedge and the effects on butterfly behaviour in an agricultural landscape. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100, 221-233.
- Dover, J.W., Sparks, T.H., Greatorex-Davies, J.N., 1997. The importance of shelter for butterflies in open landscapes. *Journal of Insect Conservation* 1, 89-97.
- Duning Jr, J.B., 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications* 5, 3-11.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., Pulliam, H.R., 1999. Ecological processes that effect populations in complex landscapes. NCASI Technical Bulletin, 147.
- EEA, 2013. The European Grassland Butterfly Indicator: 1990–2011, In European Environment Agency Technical report. p. 34.
- Ekroos, J., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2013. Trait-dependent responses of flower-visiting insects to distance to semi-natural grasslands and landscape heterogeneity. *Landscape Ecology* 28, 1283-1292.
- Elton, C., 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Emaresi, G., Pellet, J., Dubey, S., Hirzel, A.H., Fumagalli, L., 2011. Landscape genetics of the Alpine newt (*Mesotriton alpestris*) inferred from a strip-based approach. *Conservation Genetics* 12, 41-50.
- Engler, J.O., Balkenhol, N., Filz, K.J., Habel, J.C., Rodder, D., 2014. Comparative landscape genetics of three closely related sympatric Hesperid butterflies with diverging ecological traits. *PLoS one* 9, e106526.
- Engler, R., Guisan, A., 2009. MigClim: Predicting plant distribution and dispersal in a changing climate. *Diversity and Distributions* 15, 590-601.
- Engler, R., Hordijk, W., Guisan, A., 2012. The MIGCLIM R package – seamless integration of dispersal constraints into projections of species distribution models. *Ecography* 35, 872-878.
- Ernault, A., Vialatte, A., Butet, A., Michel, N., Rantier, Y., Jambon, O., Burel, F., 2013. Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 166, 15-27.
- Etherington, T.R., Perry, G.L.W., Cowan, P.E., Clout, M.N., 2014. Quantifying the direct transfer costs of common brushtail possum dispersal using least-cost modelling: A combined cost-surface and accumulated-cost dispersal kernel approach. *PLoS one* 9.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81, 117-142.
- Eycott, A.E., Stewart, G.B., Buyung-Ali, L.M., Bowler, D.E., Watts, K., Pullin, A.S., 2012. A meta-analysis on the impact of different matrix structures on species movement rates. *Landscape Ecology* 27, 1263-1278.
- Fahrig, L., 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management* 61, 603-610.
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 487-515.
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40, 1649-1663.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14, 101-112.
- Feber, R.E., Smith, H., MacDonald, D.W., 1996. The Effects on Butterfly Abundance of the Management of Uncropped Edges of Arable Fields. *Journal of Applied Ecology* 33, 1191-1205.
- Field, R.G., Gardiner, T., Mason, C.F., Hill, J., 2007. Agri-environment schemes and butterflies: the utilisation of two metre arable field margins. *Biodiversity and Conservation* 16, 465-474.
- Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16, 265-280.
- Flick, T., Feagan, S., Fahrig, L., 2012. Effects of landscape structure on butterfly species richness and abundance in agricultural landscapes in eastern Ontario, Canada. *Agriculture Ecosystems and Environment* 156, 123-133.
- Foltête, J.-C., Clauzel, C., Vuidel, G., Tournant, P., 2012. Integrating graph-based connectivity metrics into species distribution models. *Landscape Ecology* 27, 557-569.
- Fordham, D.A., Shoemaker, K.T., Schumaker, N.H., Akçakaya, H.R., Clisby, N., Brook, B.W., 2014. How interactions between animal movement and landscape processes modify local range dynamics and extinction risk.
- Forman, R.T.T., Godron, M., 1986. *Landscape ecology*. Wiley, New York.
- Frankham, R., 1996. Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife. *Conservation Biology* 10, 1500-1508.
- Franklin, J., 2010. Moving beyond static species distribution models in support of conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 16, 321-330.
- Fuller, R.J., Norton, L.R., Feber, R.E., Johnson, P.J., Chamberlain, D.E., Joys, A.C., Mathews, F., Stuart, R.C., Townsend, M.C., Manley, W.J., Wolfe, M.S., MacDonald, D.W., Firbank, L.G., 2005. Benefits of organic farming to biodiversity vary among taxa. *Biology Letters* 1, 431-434.
- Gaggiotti, O.E., 1996. Population Genetic Models of Source–Sink Metapopulations. *Theoretical Population Biology* 50, 178-208.
- Galpern, P., Manseau, M., Fall, A., 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation* 144, 44-55.

Références

- García Del Barrio, J.M., Ortega, M., Vázquez De La Cueva, A., Elena-Rosselló, R., 2006. The influence of linear elements on plant species diversity of mediterranean rural landscapes: Assessment of different indices and statistical approaches. *Environmental Monitoring and Assessment* 119, 137-159.
- Gause, G.F., 1934. *The struggle for existence*. The Williams & Wilkins company, Baltimore.
- Gavish, Y., Ziv, Y., Rosenzweig, M.L., 2012. Decoupling Fragmentation from Habitat Loss for Spiders in Patchy Agricultural Landscapes. *Conservation Biology* 26, 150-159.
- Génard, M., Lescourret, F., 2013. Combining Niche and Dispersal in a Simple Model (NDM) of Species Distribution. *PLoS one* 8, e79948.
- Gil-Tena, A., Lecerf, R., Ernoult, A., 2013. Disentangling community assemblages to depict an indicator of biological connectivity: A regional study of fragmented semi-natural grasslands. *Ecological Indicators* 24, 48-55.
- Gilpin, M.E., Soulé, M.E., 1986. Minimum viable populations: processes of extinction, In *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. ed. M.E. Soulé, pp. 19-34. Sinauer Associates, Sunderland.
- Goodwin, B.J., 2003. Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landscape Ecology* 18, 687-699.
- Grashof-Bokdam, C.J., van Langevelde, F., 2005. Green Veining: Landscape Determinants of Biodiversity in European Agricultural Landscapes. *Landscape Ecology* 20, 417-439.
- Grill, A., Schtickzelle, N., Cleary, D.F.R., Nève, G., Menken, S.B.J., 2006. Ecological differentiation between the Sardinian endemic *Maniola nurag* and the pan-European *M. jurtina*. *Biological Journal of the Linnean Society* 89, 561-574.
- Grinnell, J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34, 427-433.
- Gruber, B., Adamack, A.T., 2015. landgenreport: a new R function to simplify landscape genetic analysis using resistance surface layers. *Molecular Ecology Resources* 15, 1172-1178.
- Guillot, G., Leblois, R., Coulon, A., Frantz, A.C., 2009. Statistical methods in spatial genetics. *Molecular Ecology* 18, 4734-4756.
- Guillot, G., Rousset, F., 2013. Dismantling the Mantel tests. *Methods in Ecology and Evolution* 4, 336-344.
- Habel, J.C., Brückmann, S.V., Krauss, J., Schwarzer, J., Weig, A., Husemann, M., Steffan-Dewenter, I., 2014. Fragmentation genetics of the grassland butterfly *Polyommatus coridon*: Stable genetic diversity or extinction debt? *Conservation Genetics*, 1-10.
- Habel, J.C., Dieker, P., Schmitt, T., 2009a. Biogeographical connections between the Maghreb and the Mediterranean peninsulas of southern Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* 98, 693-703.
- Habel, J.C., Meyer, M., Schmitt, T., 2009b. The genetic consequence of differing ecological demands of a generalist and a specialist butterfly species. *Biodiversity and Conservation* 18, 1895-1908.
- Habel, J.C., Rödder, D., Lens, L., Schmitt, T., 2013. The genetic signature of ecologically different grassland Lepidopterans. *Biodiversity and Conservation* 22, 2401-2411.
- Habel, J.C., Schmitt, T., 2009. The genetic consequences of different dispersal behaviours in Lycaenid butterfly species. *Bulletin of Entomological Research* 99, 513-523.
- Haila, Y., 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: From island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12, 321-334.
- Halada, L., Evans, D., Romão, C., Petersen, J.E., 2011. Which habitats of European importance depend on agricultural practices? *Biodiversity and Conservation* 20, 2365-2378.
- Hall, L.A., Beissinger, S.R., 2014. A practical toolbox for design and analysis of landscape genetics studies. *Landscape Ecology* 29, 1487-1504.
- Hambäck, P.A., Summerville, K.S., Steffan-Dewenter, I., Krauss, J., Englund, G., Crist, T.O., 2007. Habitat specialization, body size, and family identity explain lepidopteran density-area relationships in a cross-continental comparison. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 8368-8373.
- Hanski, I., 1994. A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63, 151-162.
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41-49.
- Hanski, I., Alho, J., Moilanen, A., 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology* 81, 239-251.
- Hardin, G., 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131, 1292-1297.
- Hodgson, J.A., Moilanen, A., Wintle, B.A., Thomas, C.D., 2011. Habitat area, quality and connectivity: striking the balance for efficient conservation. *Journal of Applied Ecology* 48, 148-152.
- Hodgson, J.A., Thomas, C.D., Wintle, B.A., Moilanen, A., 2009. Climate change, connectivity and conservation decision making: back to basics. *Journal of Applied Ecology* 46, 964-969.
- Holderegger, R., Wagner, H.H., 2006. A brief guide to Landscape Genetics. *Landscape Ecology* 21, 793-796.
- Holland, J.M., Oaten, H., Moreby, S., Birkett, T., Simper, J., Southway, S., Smith, B.M., 2012. Agri-environment scheme enhancing ecosystem services: A demonstration of improved biological control in cereal crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 155, 147-152.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T., 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology* 79, 491-500.
- Horváth, R., Magura, T., Szinetár, C., Tóthmérész, B., 2009. Spiders are not less diverse in small and isolated grasslands, but less diverse in overgrazed grasslands: A field study (East Hungary, Nyírség). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 130, 16-22.
- Hovestadt, T., Nieminen, M., 2012. Costs and benefits of dispersal in butterflies, In *Ecology of butterflies in Europe*. eds J. Settele, T. Shreeve, M. Konvicka, H. van Dyck, pp. 97-106. Cambridge University Press, Cambridge.

- Hubbell, S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton
- Hughes, A.R., Stachowicz, J.J., 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101, 8998-9002.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks In Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. pp. 415-427.
- Ibbe, M., Milberg, P., Tunér, A., Bergman, K.-O., 2011. History matters: Impact of historical land use on butterfly diversity in clear-cuts in a boreal landscape. *Forest Ecology and Management* 261, 1885-1891.
- Illán, J.G., Gutiérrez, D., Wilson, R.J., 2010. The contributions of topoclimate and land cover to species distributions and abundance: fine-resolution tests for a mountain butterfly fauna. *Global Ecology and Biogeography* 19, 159-173.
- IUCN, 2007. Connectivity Conservation: International Experience in Planning, Establishment and Management of Biodiversity Corridors. IUCN Regional Protected Areas Programme, Bangkok.
- Iverson, L.R., Prasad, A.M., Matthews, S.N., Peters, M.P., 2011. Lessons Learned While Integrating Habitat, Dispersal, Disturbance, and Life-History Traits into Species Habitat Models Under Climate Change. *Ecosystems* 14, 1005-1020.
- Jaquière, J., Broquet, T., Hirzel, A.H., Yearsley, J., Perrin, N., 2011. Inferring landscape effects on dispersal from genetic distances: how far can we go? *Molecular Ecology* 20, 692-705.
- Jeltsch, F., Bonte, D., Pe'er, G., Reineking, B., Leimgruber, P., Balkenhol, N., Schroder, B., Buchmann, C., Mueller, T., Blaum, N., Zurell, D., Bohning-Gaese, K., Wiegand, T., Eccard, J., Hofer, H., Reeg, J., Eggers, U., Bauer, S., 2013. Integrating movement ecology with biodiversity research - exploring new avenues to address spatiotemporal biodiversity dynamics. *Movement Ecology* 1, 6.
- Jha, S., 2015. Contemporary human-altered landscapes and oceanic barriers reduce bumble bee gene flow. *Molecular Ecology* 24, 993-1006.
- Jonason, D., Andersson, G.K.S., Öckinger, E., Rundlöf, M., Smith, H.G., Bengtsson, J., 2011. Assessing the effect of the time since transition to organic farming on plants and butterflies. *Journal of Applied Ecology* 48, 543-550.
- Kallioniemi, E., Zannese, A., Tinker, J.E., Franco, A.M.A., 2014. Inter- and intra-specific differences in butterfly behaviour at boundaries. *Insect Conservation and Diversity* 7, 232-240.
- Keyghobadi, N., 2007. The genetic implications of habitat fragmentation for animals. *Canadian Journal of Zoology* 85, 1049-1064.
- Keyghobadi, N., Roland, J., Matter, S.F., Strobeck, C., 2005. Among- and within-patch components of genetic diversity respond at different rates to habitat fragmentation: an empirical demonstration. *Proceedings of The Royal Society B Biological Sciences* 272, 553-560.
- Keyghobadi, N., Roland, J., Strobeck, C., 1999. Influence of landscape on the population genetic structure of the alpine butterfly *Parnassius smintheus* (Papilionidae). *Molecular Ecology* 8, 1481-1495.
- Kimura, M., 1953. Stepping-stone model of population. *Annual Report of the National Institute of Genetics* 3, 62-63.
- Kindlmann, P., Burel, F., 2008. Connectivity measures: a review. *Landscape Ecology* 23, 879-890.
- Koen, E.L., Bowman, J., Walpole, A.A., 2012. The effect of cost surface parameterization on landscape resistance estimates. *Molecular Ecology Resources* 12, 686-696.
- Kool, J., Moilanen, A., Treml, E., 2012. Population connectivity: recent advances and new perspectives. *Landscape Ecology*, 1-21.
- Krämer, B., Poniatowski, D., Fartmann, T., 2012. Effects of landscape and habitat quality on butterfly communities in pre-alpine calcareous grasslands. *Biological Conservation* 152, 253-261.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters* 13, 597-605.
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* 30, 889-900.
- Krauss, J., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2004. Landscape occupancy and local population size depends on host plant distribution in the butterfly *Cupido minimus*. *Biological Conservation* 120, 355-365.
- Kruess, A., Tscharntke, T., 2002. Grazing Intensity and the Diversity of Grasshoppers, Butterflies, and Trap-Nesting Bees and Wasps. *Conservation Biology* 16, 1570-1580.
- Kubisch, A., Holt, R.D., Poethke, H.J., Fronhofer, E.A., 2014. Where am I and why? Synthesizing range biology and the evolutionary dynamics of dispersal. *Oikos* 123, 5-22.
- Kuefler, D., Hudgens, B., Haddad, N.M., Morris, W.F., Thurgate, N., 2010. The conflicting role of matrix habitats as conduits and barriers for dispersal. *Ecology* 91, 944-950.
- Kupfer, J.A., 2012. Landscape ecology and biogeography: Rethinking landscape metrics in a post-FRAGSTATS landscape. *Progress in Physical Geography* 36, 400-420.
- Kupfer, J.A., Malanson, G.P., Franklin, S.B., 2006. Not seeing the ocean for the islands: The mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15, 8-20.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtis, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 24, 564-571.
- Lafranchis, T., Jutzeler, D., Guilloson, J.-Y., Kan, P., Kan, B., 2015. La Vie des Papillons - Écologie, Biologie et Comportement des Rhopalocères de France. Diatheo, Barcelona.

Références

- Landguth, E.L., Cushman, S.A., Schwartz, M.K., MacKelvey, K.S., Murphy, M., Luikart, G., 2010. Quantifying the lag time to detect barriers in landscape genetics. *Molecular Ecology* 19, 4179-4191.
- Landguth, E.L., Fedy, B.C., Oyler-MacCance, S.J., Garey, A.L., Emel, S.L., Mumma, M., Wagner, H.H., Fortin, M.-J., Cushman, S.A., 2012. Effects of sample size, number of markers, and allelic richness on the detection of spatial genetic pattern. *Molecular Ecology Resources* 12, 276-284.
- Landguth, E.L., Schwartz, M.K., 2014. Evaluating sample allocation and effort in detecting population differentiation for discrete and continuously distributed individuals. *Conservation Genetics* 15, 981-992.
- Lange, R., Durka, W., Holzhauer, S.I.J., Wolters, V., Diekötter, T.I.M., 2010. Differential threshold effects of habitat fragmentation on gene flow in two widespread species of bush crickets. *Molecular Ecology* 19, 4936-4948.
- Laurance, W.F., 2008. Theory meets reality: How habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation* 141, 1731-1744.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ewers, R.M., Harms, K.E., Luizão, R.C.C., Ribeiro, J.E., 2007. Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape-Divergence Hypothesis. *PLoS one* 2, e1017.
- Legendre, P., Fortin, M.-J., 2010. Comparison of the Mantel test and alternative approaches for detecting complex multivariate relationships in the spatial analysis of genetic data. *Molecular Ecology Resources* 10, 831-844.
- Legendre, P., Fortin, M.-J., Borcard, D., 2015. Should the Mantel test be used in spatial analysis? *Methods in Ecology and Evolution*, n/a-n/a.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomology Society of America* 71, 237-240.
- Liivamägi, A., Kuusemets, V., Kaart, T., Luig, J., Diaz-Forero, I., 2014. Influence of habitat and landscape on butterfly diversity of semi-natural meadows within forest-dominated landscapes. *Journal of Insect Conservation* 18, 1137-1145.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433-438.
- Louy, D., Habel, J.C., Schmitt, T., Assmann, T., Meyer, M., Müller, P., 2007. Strongly diverging population genetic patterns of three skipper species: the role of habitat fragmentation and dispersal ability. *Conservation Genetics* 8, 671-681.
- Lowe, W.H., Allendorf, F.W., 2010. What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology* 19, 3038-3051.
- Luoto, M., Heikkinen, R.K., Pöyry, J., Saarinen, K., 2006. Determinants of the biogeographical distribution of butterflies in boreal regions. *Journal of Biogeography* 33, 1764-1778.
- Luximon, N., Petit, E.J., Broquet, T., 2014. Performance of individual vs. group sampling for inferring dispersal under isolation-by-distance. *Molecular Ecology Resources* 14, 745-752.
- Lynch, J.F., Whigham, D.F., 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA. *Biological Conservation* 28, 287-324.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton (New Jersey).
- MacGarigal, K., Cushman, S.A., 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation. *Ecological Applications* 12, 335-345.
- MacGarigal, K., Cushman, S.A., Ene, E., 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. University of Massachusetts, Amherst.
- MacRae, B.H., Beier, P., 2007. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 19885-19890.
- MacRae, B.H., Dickson, B.G., Keitt, T.H., Shah, V.B., 2008. Using Circuit Theory to Model Connectivity in Ecology, Evolution, and Conservation. *Ecology* 89, 2712-2724.
- Manel, S., Holderegger, R., 2013. Ten years of landscape genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 28, 614-621.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G., Taberlet, P., 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 189-197.
- Manil, L., Lerch, A., Fontaine, B., Julliard, R., 2015. Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF) - Bilan 2005-2014, pp. 1-82.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27, 209-220.
- Marini, L., Fontana, P., Battisti, A., Gaston, K.J., 2009. Agricultural management, vegetation traits and landscape drive orthopteran and butterfly diversity in a grassland-forest mosaic: a multi-scale approach. *Insect Conservation and Diversity* 2, 213-220.
- Martín-Queller, E., Saura, S., 2013. Landscape species pools and connectivity patterns influence tree species richness in both managed and unmanaged stands. *Forest Ecology and Management* 289, 123-132.
- Mateo-Sánchez, M.C., Balkenhol, N., Cushman, S., Pérez, T., Domínguez, A., Saura, S., 2015. A comparative framework to infer landscape effects on population genetic structure: are habitat suitability models effective in explaining gene flow? *Landscape Ecology*, 1-16.
- Meek, B., Loxton, D., Sparks, T., Pywell, R., Pickett, H., Nowakowski, M., 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation* 106, 259-271.
- Meirmans, P.G., 2015. Seven common mistakes in population genetics and how to avoid them. *Molecular Ecology* 24, 3223-3231.
- Mennechez, G., Petit, S., Schtickzelle, N., Baguette, M., 2004. Modelling mortality and dispersal: Consequences of parameter generalisation on metapopulation dynamics. *Oikos* 106, 243-252.

- Merckx, T., van Dyck, H., 2002. Interrelations Among Habitat Use, Behavior, and Flight-Related Morphology in Two Cooccurring Satyrine Butterflies, *Maniola jurtina* and *Pyrionia tithonus*. *Journal of Insect Behavior* 15, 541-561.
- Merckx, T., van Dyck, H., 2006. Landscape structure and phenotypic plasticity in flight morphology in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos* 113, 226-232.
- Merckx, T., van Dyck, H., Karlsson, B., Leimar, O., 2003. The evolution of movements and behaviour at boundaries in different landscapes: a common arena experiment with butterflies. *Proceedings of The Royal Society B Biological Sciences* 270, 1815-1821.
- Millenium Ecosystem Assesement, 2005. Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis, Washington D.C.
- Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la forêt, 2014. Cap sur La PAC 2015-2020. La réforme de la PAC en un coup d'oeil, p. 126.
- Ministère de l'écologie du Développement durable et de l'énergie, 2012. Stratégie nationale pour la biodiversité 2011-2020, p. 58. Ministère de l'écologie du Développement durable et de l'énergie, Paris.
- Molilanen, A., Nieminen, M., 2002. Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83, 1131-1145.
- Mougenot, C., 2003. Prendre soin de la nature ordinaire. Fondation de la Maison des sciences de l'homme, Paris.
- Munguira, M.L., Thomas, J.A., 1992. Use of Road Verges by Butterfly and Burnet Populations, and the Effect of Roads on Adult Dispersal and Mortality. *Journal of Applied Ecology* 29, 316-329.
- Murphy, H.T., Lovett-Doust, J., 2004. Context and Connectivity in Plant Metapopulations and Landscape Mosaics: Does the Matrix Matter? *Oikos* 105, 3-14.
- Murphy, M.A., Dezzani, R., Pilliod, D.S., Storfer, A., 2010a. Landscape genetics of high mountain frog metapopulations. *Molecular Ecology* 19, 3634-3649.
- Murphy, M.A., Evans, J.S., Storfer, A., 2010b. Quantifying *Bufo boreas* connectivity in Yellowstone National Park with landscape genetics. *Ecology* 91, 252-261.
- Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., Smouse, P.E., 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 19052-19059.
- Nève, G., Meglécz, E., 2000. Microsatellite frequencies in different taxa. *Trends in Ecology and Evolution* 15, 376-377.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K., 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137, 1-19.
- Nobis, M.P., Normand, S., 2014. KISSMig – a simple model for R to account for limited migration in analyses of species distributions. *Ecography* 37, 1282-1287.
- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* 4, 355-364.
- Nupp, T.E., Swihart, R.K., 1996. Effect of forest patch area on population attributes of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in fragmented landscapes. *Canadian Journal of Zoology* 74, 467-472.
- Öckinger, E., Bergman, K.-O., Franzén, M., Kadlec, T., Krauss, J., Kuussaari, M., Pöry, J., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Bommarco, R., 2012a. The landscape matrix modifies the effect of habitat fragmentation in grassland butterflies. *Landscape Ecology* 27, 121-131.
- Öckinger, E., Lindborg, R., Sjödin, N.E., Bommarco, R., 2012b. Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments. *Ecography* 35, 259-267.
- Öckinger, E., Schweiger, O., Crist, T.O., Debinski, D.M., Krauss, J., Kuussaari, M., Petersen, J.D., Pöry, J., Settele, J., Summerville, K.S., Bommarco, R., 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13, 969-979.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007a. Asymmetric dispersal and survival indicate population sources for grassland butterflies in agricultural landscapes. *Ecography* 30, 288-298.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007b. Semi-Natural Grasslands as Population Sources for Pollinating Insects in Agricultural Landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44, 50-59.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2008. Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects? *Landscape Ecology* 23, 27-40.
- Öckinger, E., van Dyck, H., 2012. Landscape Structure Shapes Habitat Finding Ability in a Butterfly. *PLoS one* 7, e41517.
- Olds, A.D., Pitt, K.A., Maxwell, P.S., Connolly, R.M., 2012. Synergistic effects of reserves and connectivity on ecological resilience. *Journal of Applied Ecology* 49, 1195-1203.
- Olf, H., Ritchie, M.E., 2002. Fragmented nature: Consequences for biodiversity. *Landscape and Urban Planning* 58, 83-92.
- Olivier, J., Hendoux, F., Gaudillat, V., Deshayes, M., 2011. Cadre méthodologique pour une cartographie nationale des végétations naturelles et semi-naturelles terrestres en France (2010-2018 et au delà), p. 189. FCBN, MNHN-SPN, Cemagref, MEEDDM, Paris.
- Ouin, A., Aviron, S., Dover, J., Burel, F., 2004. Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103, 473-479.
- Ouin, A., Burel, F., 2002. Influence of herbaceous elements on butterfly diversity in hedgerow agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment* 93, 45-53.
- Ouin, A., Martin, M., Burel, F., 2008. Agricultural landscape connectivity for the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). *Agriculture Ecosystems and Environment* 124, 193-199.
- Oyler-MacCance, S.J., Fedy, B.C., Landguth, E.L., 2012. Sample design effects in landscape genetics. *Conservation Genetics*, 1-11.

Références

- Palmer, S.C.F., Coulon, A., Travis, J.M.J., 2011. Introducing a 'stochastic movement simulator' for estimating habitat connectivity. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 258-268.
- Palmer, S.C.F., Coulon, A., Travis, J.M.J., 2014. Inter-individual variability in dispersal behaviours impacts connectivity estimates. *Oikos* 123, 923-932.
- Pardini, R., Bueno, A.d.A., Gardner, T.A., Prado, P.I., Metzger, J.P., 2010. Beyond the Fragmentation Threshold Hypothesis: Regime Shifts in Biodiversity Across Fragmented Landscapes. *PLoS one* 5, e13666.
- Pasher, J., Mitchell, S.W., King, D.J., Fahrig, L., Smith, A.C., Lindsay, K.E., 2013. Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology*.
- Pavlacky Jr, D.C., Goldizen, A.W., Prentis, P.J., Nicholls, J.A., Lowe, A.J., 2009. A landscape genetics approach for quantifying the relative influence of historic and contemporary habitat heterogeneity on the genetic connectivity of a rainforest bird. *Molecular Ecology* 18, 2945-2960.
- Pellissier, L., Pradervand, J.-N., Pottier, J., Dubuis, A., Maiorano, L., Guisan, A., 2012. Climate-based empirical models show biased predictions of butterfly communities along environmental gradients. *Ecography* 35, 684-692.
- Perović, D., Gámez-Virués, S., Börschig, C., Klein, A.-M., Krauss, J., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Erasmi, S., Tscharnke, T., Westphal, C., 2015. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *Journal of Applied Ecology* 52, 505-513.
- Peterman, W.E., 2014. ResistanceGA: An R package for the optimization of resistance surfaces using genetic algorithms.
- Peterman, W.E., Anderson, T.L., Ousterhout, B.H., Drake, D.L., Semlitsch, R.D., Eggert, L.S., 2014a. Differential dispersal shapes population structure and patterns of genetic differentiation in two sympatric pond breeding salamanders. *Conservation Genetics*, 1-11.
- Peterman, W.E., Connette, G.M., Semlitsch, R.D., Eggert, L.S., 2014b. Ecological resistance surfaces predict fine-scale genetic differentiation in a terrestrial woodland salamander. *Molecular Ecology* 23, 2402-2413.
- Petit, S., Moilanen, A., Hanski, I., Baguette, M., 2001. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: Movements between habitat patches. *Oikos* 92, 491-500.
- Petren, K., 2013. The evolution of landscape genetics. *Evolution*, 3383-3385.
- Pflüger, F.J., Balkenhol, N., 2014. A plea for simultaneously considering matrix quality and local environmental conditions when analyzing landscape impacts on effective dispersal. *Molecular Ecology*, 2146-2156.
- Phillipsen, I.C., Kirk, E.H., Bogan, M.T., Mims, M.C., Olden, J.D., Lytle, D.A., 2015. Dispersal ability and habitat requirements determine landscape-level genetic patterns in desert aquatic insects. *Molecular Ecology* 24, 54-69.
- Pinto, N., Keitt, T.H., 2009. Beyond the least-cost path: evaluating corridor redundancy using a graph-theoretic approach. *Landscape Ecology* 24, 253-266.
- Piqueray, J., Cristofoli, S., Bisteau, E., Palm, R., Mahy, G., 2011. Testing coexistence of extinction debt and colonization credit in fragmented calcareous grasslands with complex historical dynamics. *Landscape Ecology* 26, 823-836.
- Pollard, E., 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biological Conservation* 12, 115-134.
- Pollard, E., 1981. Aspects of the ecology of the meadow brown butterfly, *Maniola jurtina*. *Entomological Gazette* 32, 67-74.
- Pollard, E., Yates, T.J., 1993. *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation: The British Butterfly Monitoring Scheme*. Chapman & Hall, London.
- Pöyry, J., Paukkunen, J., Heliölä, J., Kuussaari, M., 2009. Relative contributions of local and regional factors to species richness and total density of butterflies and moths in semi-natural grasslands. *Oecologia* 160, 577-587.
- Prevedello, J.A., Vieira, M.V., 2010. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation* 19, 1205-1223.
- Prugh, L.R., Hodges, K.E., Sinclair, A.R.E., Brashares, J.S., 2008. Effect of Habitat Area and Isolation on Fragmented Animal Populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 20770-20775.
- Prunier, J.G., Kaufmann, B., Fenet, S., Picard, D., Pompanon, F., Joly, P., Lena, J.P., 2013. Optimizing the trade-off between spatial and genetic sampling efforts in patchy populations: towards a better assessment of functional connectivity using an individual-based sampling scheme. *Molecular Ecology* 22, 5516-5530.
- Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132, 652-661.
- Radchuk, V., WallisDeVries, M.F., Schtickzelle, N., 2012. Spatially and Financially Explicit Population Viability Analysis of *Maculinea alcon* in The Netherlands. *PLoS one* 7, e38684.
- Rayfield, B., Fortin, M.-J., Fall, A., 2010. The sensitivity of least-cost habitat graphs to relative cost surface values. *Landscape Ecology* 25, 519-532.
- Reed, D.H., Frankham, R., 2003. Correlation between Fitness and Genetic Diversity. *Conservation Biology* 17, 230-237.
- Rico, Y., Boehmer, H.J., Wagner, H.H., 2014. Effect of Rotational Shepherding on Demographic and Genetic Connectivity of Calcareous Grassland Plants. *Conservation Biology* 28, 467-477.
- Robbins, R.K., Opler, P.A., 1997. *Biodiversity II, understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press, Washington DC.
- Ronce, O., 2007. How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 231-253.
- Ross, J.A., Matter, S.F., Roland, J., 2005. Edge avoidance and movement of the butterfly *Parnassius smintheus* in matrix and non-matrix habitat. *Landscape Ecology* 20, 127-135.
- Rossi, J.P., van Halder, I., 2010. Towards indicators of butterfly biodiversity based on a multiscale landscape description. *Ecological Indicators* 10, 452-458.

- Rudnick, D.A., Ryan, S.J., Beier, P., Cushman, S.A., Dieffenbach, F., Epps, C.W., Gerber, L.R., Hartter, J., Jenness, J.S., Kintsch, J., Merenlender, A.M., Perkl, R.M., Preziosi, D.V., Trombulak, S.C., 2012. The role of landscape connectivity in planning and implementing conservation and restoration priorities, In *Issues in Ecology*. pp. 1-23.
- Rundlöf, M., Smith, H.G., 2006. The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context. *Journal of Applied Ecology* 43, 1121-1127.
- Sang, A., Teder, T., Helm, A., Pärtel, M., 2010. Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biological Conservation* 143, 1405-1413.
- Saura, S., 2009. Measuring connectivity in landscape networks: towards meaningful metrics, In 16th Annual UK-IALE Conference. Edinburgh.
- Saura, S., Rubio, L., 2010. A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography* 33, 523-537.
- Saura, S., Torné, J., 2009. Conefor Sensinode 2.2: a software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling and Software* 24, 135-139.
- Schmitt, T., Seitz, A., 2002. Influence of habitat fragmentation on the genetic structure of *Polyommatus coridon* (Lepidoptera: Lycaenidae): implications for conservation. *Biological Conservation* 107, 291-297.
- Schneider, C., 2003. The influence of spatial scale on quantifying insect dispersal: an analysis of butterfly data. *Ecological Entomology* 28, 252-256.
- Schneider, C., Dover, J., Fry, G.L.A., 2003. Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: the role of adult resources and size of the study area. *Ecological Entomology* 28, 219-227.
- Schooley, R.L., Branch, L.C., 2011. Habitat quality of source patches and connectivity in fragmented landscapes. *Biodiversity and Conservation* 20, 1611-1623.
- Schtickzelle, N., Baguette, M., 2003. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration–patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 72, 533-545.
- Schtickzelle, N., Mennechez, G., Baguette, M., Mennechez, G., 2006. Dispersal Depression with Habitat Fragmentation in the Bog Fritillary Butterfly. *Ecology* 87, 1057-1065.
- Schultz, C.B., Crone, E.E., 2001. Edge-Mediated Dispersal Behavior in a Prairie Butterfly. *Ecology* 82, 1879-1892.
- Schwartz, M.K., MacKelvey, K.S., 2009. Why sampling scheme matters: the effect of sampling scheme on landscape genetic results. *Conservation Genetics* 10, 441-452.
- Schweiger, O., Harpke, A., Wiemers, M., Settele, J., 2014. Climber: Climatic niche characteristics of the butterflies in Europe. *ZooKeys* 367, 65-84.
- Selkoe, K.A., Watson, J.R., White, C., Horin, T.B., Iacchi, M., Mitarai, S., Siegel, D.A., Gaines, S.D., Toonen, R.J., 2010. Taking the chaos out of genetic patchiness: seascape genetics reveals ecological and oceanographic drivers of genetic patterns in three temperate reef species. *Molecular Ecology* 19, 3708-3726.
- Settele, J., Shreeve, T., Konvicka, M., van Dyck, H., 2009. *Ecology of butterflies in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Short Bull, R.A., Cushman, S.A., Mace, R., Chilton, T., Kendall, K.C., Landguth, E.L., Schwartz, M.K., MacKelvey, K., Allendorf, F.W., Luikart, G., 2011. Why replication is important in landscape genetics: American black bear in the Rocky Mountains. *Molecular Ecology* 20, 1092-1107.
- Sielezniew, M., Rutkowski, R., 2012. Population isolation rather than ecological variation explains the genetic structure of endangered myrmecophilous butterfly *Phengaris (=Maculinea) arion*. *Journal of Insect Conservation* 16, 39-50.
- Simon, J.A., Marrotte, R.R., Desrosiers, N., Fiset, J., Gaitan, J., Gonzalez, A., Koffi, J.K., Lapointe, F.-J., Leighton, P.A., Lindsay, L.R., Logan, T., Milord, F., Ogden, N.H., Rogic, A., Roy-Dufresne, E., Suter, D., Tessier, N., Millien, V., 2014. Climate change and habitat fragmentation drive the occurrence of *Borrelia burgdorferi*, the agent of Lyme disease, at the northeastern limit of its distribution. *Evolutionary Applications* 7, 750-764.
- Sinama, M., Dubut, V., Costedoat, C., Gilles, A., Junker, M., Malausa, T., Martin, J.F., Nève, G., Pech, N., Schmitt, T., Zimmermann, M., Megléc, E., 2011. Challenges of microsatellite development in Lepidoptera: *Euphydryas aurinia* (Nymphalidae) as a case study. *European Journal of Entomology* 108, 261-266.
- Skórka, P., Lenda, M., Moroń, D., Kalarus, K., Tryjanowski, P., 2013. Factors affecting road mortality and the suitability of road verges for butterflies. *Biological Conservation* 159, 148-157.
- Skórka, P., Lenda, M., Moroń, D., Martyka, R., Tryjanowski, P., Sutherland, W.J., 2015. Biodiversity collision blackspots in Poland: Separation causality from stochasticity in roadkills of butterflies. *Biological Conservation* 187, 154-163.
- Slatkin, M., 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236, 787-792.
- Smouse, P.E., Peakall, R., 1999. Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. *Heredity* 82, 561-573.
- Söderström, B., Hedblom, M., 2007. Comparing movement of four butterfly species in experimental grassland strips. *Journal of Insect Conservation* 11, 333-342.
- Soga, M., Koike, S., 2013. Patch isolation only matters for specialist butterflies but patch area affects both specialist and generalist species. *Journal of Forest Research* 18, 270-278.
- Spear, S.F., Balkenhol, N., Fortin, M.J., MacRae, B.H., Scribner, K., 2010. Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Molecular Ecology* 19, 3576-3591.
- Steffan-Dewenter, I., Tscharnke, T., 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* 3, 449-456.

Références

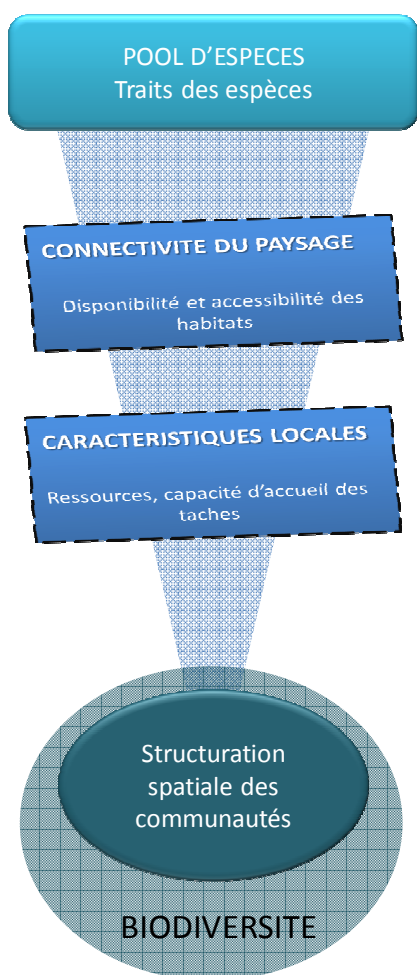
- Stevens, V.M., Trochet, A., Blanchet, S., Moulherat, S., Clobert, J., Baguette, M., 2013. Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications* 6, 630-642.
- Stevens, V.M., Turlure, C., Baguette, M., 2010. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews* 85, 625-642.
- Stevens, V.M., Verkenne, C., Vandewoestijne, S., Wesselingh, R.A., Baguette, M., 2006. Gene flow and functional connectivity in the natterjack toad. *Molecular Ecology* 15, 2333-2344.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzog, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe - A review. *Journal of Environmental Management* 91, 22-46.
- Storfer, A., Murphy, M.A., Evans, J.S., Goldberg, C.S., Robinson, S., Spear, S.F., Dezzani, R., Delmelle, E., Vierling, L., Waits, L.P., 2007. Putting the 'landscape' in landscape genetics. *Heredity* 98, 128-142.
- Storfer, A., Murphy, M.A., Spear, S.F., Holderegger, R., Waits, L.P., 2010. Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology* 19, 3496-3514.
- Summerville, K.S., Crist, T.O., 2001. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology* 82, 1360-1370.
- Sutcliffe, O.L., Bakkestuen, V., Fry, G., Stabbetorp, O.E., 2003. Modelling the benefits of farmland restoration: methodology and application to butterfly movement. *Landscape and Urban Planning* 63, 15-31.
- Sweeney, N., Lindenmayer, D.B., Driscoll, D.A., 2014. Is the matrix important to butterflies in fragmented landscapes? *Journal of Insect Conservation* 18, 283-294.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., Merriam, G., 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos* 68, 571-573.
- Templeton, A.R., Shaw, K., Routman, E., Davis, S.K., 1990. The Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77, 13-27.
- Thomas, C.D., Thomas, J.A., Warren, M.S., 1992. Distributions of occupied and vacant butterfly habitats in fragmented landscapes. *Oecologia* 92, 563-567.
- Thomas, J.A., Simcox, D.J., Hovestadt, T., 2011. Evidence based conservation of butterflies. *Journal of Insect Conservation* 15, 241-258.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L., Nowak, M.A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371, 65-66.
- Tischendorf, L., Bender, D.J., Fahrig, L., 2003. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. *Landscape Ecology* 18, 41-50.
- Tischendorf, L., Fahrig, L., 2000. How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology* 15, 633-641.
- Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Bartoń, K., Bonte, D., Boulangeat, I., Hodgson, J.A., Kubisch, A., Penteriani, V., Saastamoinen, M., Stevens, V.M., Bullock, J.M., 2013. Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos*, 1532-1540.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., Thies, C., 2002. Contribution of Small Habitat Fragments to Conservation of Insect Communities of Grassland-Cropland Landscapes. *Ecological Applications* 12, 354-363.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87, 661-685.
- Tuck, S.L., Winqvist, C., Mota, F., Ahnström, J., Turnbull, L.A., Bengtsson, J., 2014. Land-use intensity and the effects of organic farming on biodiversity: a hierarchical meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 51, 746-755.
- Turlure, C., Baguette, M., Stevens, V.M., Maes, D., 2011. Species- and sex-specific adjustments of movement behavior to landscape heterogeneity in butterflies. *Behavioral Ecology* 22, 967-975.
- Turner, M.G., 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 20, 171-197.
- Urban, D., Keitt, T., 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82, 1205-1218.
- Urban, M.C., Zarnetske, P.L., Skelly, D.K., 2013. Moving forward: Dispersal and species interactions determine biotic responses to climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences*.
- Vallan, D., 2000. Influence of forest fragmentation on amphibian diversity in the nature reserve of Ambohitantely, highland Madagascar. *Biological Conservation* 96, 31-43.
- Valtonen, A., Saarinen, K., Jantunen, J., 2006. Effect of different mowing regimes on butterflies and diurnal moths on road verges. *Animal Biodiversity and Conservation* 29, 133-148.
- van der Zanden, E.H., Verburg, P.H., Mûcher, C.A., 2013. Modelling the spatial distribution of linear landscape elements in Europe. *Ecological Indicators* 27, 125-136.
- van Dyck, H., van Strien, A.J., Maes, D., van Swaay, C.A.M., 2009. Declines in Common, Widespread Butterflies in a Landscape under Intense Human Use. *Conservation Biology* 23, 957-965.
- van Geert, A., van Rossum, F., Triest, L., 2010. Do linear landscape elements in farmland act as biological corridors for pollen dispersal? *Journal of Ecology* 98, 178-187.
- van Halder, I., Barbaro, L., Jactel, H., 2011. Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important? *Journal of Insect Conservation* 15, 591-601.
- van Halder, I., Barnagaud, J.-Y., Jactel, H., Barbaro, L., 2015. Woodland habitat quality prevails over fragmentation for shaping butterfly diversity in deciduous forest remnants. *Forest Ecology and Management* 357, 171-180.

- van Strien, M.J., Keller, D., Holderegger, R., 2012. A new analytical approach to landscape genetic modelling: least-cost transect analysis and linear mixed models. *Molecular Ecology* 21, 4010-4023.
- van Swaay, C., Warren, M., Loïs, G., 2006. Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10, 189-209.
- van Swaay, C.A.M., Warren, M.S., 2012. Developing butterflies as indicators in Europe: current situation and future options, p. 24. De Vlinderstichting/Dutch Butterfly Conservation, Butterfly Conservation UK, Butterfly Conservation Europe, reportnr. VS2012.012, Wageningen.
- Vandewoestijne, S., Schtickzelle, N., Baguette, M., 2008. Positive correlation between genetic diversity and fitness in a large, well-connected metapopulation. *BMC Biology* 6.
- Vanpeene-Bruhier, S., Bourdil, C., Amsallem, J., 2014. Efficacité des corridors : qu'en savons-nous vraiment ? *Sciences Eaux et Territoires* 14, 8-13.
- Vellend, M., 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology* 85, 183-206.
- Vellend, M., Geber, M.A., 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters* 8, 767-781.
- Vickery, M., 2008. Butterflies as indicators of climate change. *Science Progress* 91, 193-201.
- Villard, M.-A., Metzger, J.P., 2014. Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51, 309-318.
- Wagner, H., Fortin, M.-J., 2012. A conceptual framework for the spatial analysis of landscape genetic data. *Conservation Genetics*, 1-9.
- Waits, L., Epps, C.W., 2015. Population genetics and wildlife habitat, In *Wildlife Habitat Conservation: Concepts, Challenges, and Solutions*. eds M.L. Morrison, H.A. Mathewson, pp. 63-83. Johns Hopkins University press, Baltimore.
- Wang, I.J., Bradburd, G.S., 2014. Isolation by Environment. *Molecular Ecology*, 5649-5662.
- Whitcomb, B.L., Whitcomb, R.F., Bystrak, D., 1977. Island biogeography and 'Habitat Islands' of eastern forest. III. Long-term turnover and effects of selective logging on the avifauna of forest fragments. *American Birds* 31, 17-23.
- Williams, B.L., Brawn, J.D., Paige, K.N., 2003. Landscape scale genetic effects of habitat fragmentation on a high gene flow species: *Speyeria idalia* (Nymphalidae). *Molecular Ecology* 12, 11-20.
- Wilson, E.O., Peter, F.M., 1988. *Biodiversity*. National academy press, Washington, D.C.
- Winfree, R., Dushoff, J., Crone, E.E., Schultz, C.B., Budny, Robert V., Williams, Neal M., Kremen, C., 2005. Testing Simple Indices of Habitat Proximity. *The American Naturalist* 165, 707-717.
- With, K.A., Pavuk, D.M., 2011. Habitat area trumps fragmentation effects on arthropods in an experimental landscape system. *Landscape Ecology* 26, 1035-1048.
- Wright, S., 1931. Evolution in Mendelian Populations. *Genetics* 16, 97-159.
- Young, A., Boyle, T., Brown, T., 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 413-418.
- Zeller, K.A., MacGarigal, K., Whiteley, A.R., 2012. Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* 27, 777-797.
- Zellmer, A.J., Knowles, L.L., 2009. Disentangling the effects of historic vs. contemporary landscape structure on population genetic divergence. *Molecular Ecology* 18, 3593-3602.
- Zhang, D.-X., 2004. Lepidopteran microsatellite DNA: redundant but promising. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 507-509.

Annexes



Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires



Le manuscrit proposé ici complète celui présenté en Partie I : il s'intéresse plus particulièrement à la part respective du local et du paysage comme facteurs structurant la richesse et la composition des communautés. Les éléments échantillonnés ont été qualifiés et quantifiés par un plus grand nombre de variables locales et un effort particulier a été dédié à la caractérisation de la composition de la végétation et de l'intensité de gestion. De même, les communautés de papillons sont décrites de manière plus précise avec notamment des traits fonctionnels qui n'ont pas été intégrés à l'article en Partie I. Cet article en préparation propose de tester les hypothèses suivantes : (1) les communautés des prairies, plus abondantes que celles des éléments linéaires, sont plus soumises à l'influence des variables locales, 2) les facteurs environnementaux filtrent les espèces selon leurs traits fonctionnels, en particulier, les caractéristiques locales et paysagères liées à l'intensité des pratiques agricoles et à l'homogénéisation des paysages façonnent des communautés dominées par des espèces généralistes, mobiles, et à fort taux de reproduction.

A partir du jeu de données utilisé dans la Partie I, la végétation de chaque transect a été caractérisée en utilisant sa position sur les deux premiers axes d'une Analyse en Composante Principale ; et un indicateur de l'intensité de gestion a été obtenu à partir d'un modèle de référence

conçu pour les prairies françaises. La mobilité, la stratégie de reproduction et la spécialisation aux plantes-hôtes et à l'habitat ont été étudiés par le calcul des traits moyennés pondérés par l'abondance des espèces, ainsi que par un indice de diversité fonctionnelle.

Les résultats obtenus apportent un éclairage nouveau par rapport à la Partie I : la composition spécifique des communautés de papillons diffère entre prairies et éléments linéaires, et ces différences se retrouvent au niveau de la divergence fonctionnelle et des traits moyennés des communautés. Les communautés de papillons en prairies sont composées d'espèces plus spécialistes, moins mobiles, moins productives et plus longévives que celles des éléments linéaires. Dans les deux types de milieux échantillonnés, les facteurs locaux expliquent jusqu'à deux fois plus de variance que les facteurs paysagers. Néanmoins, les assemblages de communautés des éléments linéaires sont plus dépendants du paysage que ceux des prairies.

Pour préserver les cortèges de papillons en paysage agricole, il est primordial de conserver et restaurer des habitats de bonne qualité comme des prairies extensives riches en plantes-hôtes et en nectar.

LOCAL AND LANDSCAPE FEATURES AFFECTING BUTTERFLY COMMUNITIES IN GRASSLAND AND HERBACEOUS LINEAR ELEMENTS

Mélanie Thierry^{1,2*}, Inge van Halder^{1,2}, Frédéric Archaux³, Luc Barbaro^{1,2}, Annie Ouin^{4,5}, Anne Villemey³, Marie-Lise Benot^{1,2}

1: INRA, UMR 1202 BIOGECO, 69 route d'Arcachon, 33610 Cestas, France

2: University of Bordeaux, UMR 1202 BIOGECO, Allée Geoffroy St-Hilaire, 33615 Pessac, France

3: National Research Institute of Science and Technology for Environment and Agriculture (Irstea), UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

4: INRA Toulouse, UMR DYNAFOR, Chemin de Borde Rouge, 31326 Castanet Tolosan, France

5: University of Toulouse, INP-ENSAT, UMR DYNAFOR, BP 32607, 31326 Castanet Tolosan, France

* Corresponding author.

Introduction

In agricultural landscapes, land use intensification, leading to loss and fragmentation of semi-natural habitats (Fahrig et al. 2011), threatens biodiversity (Tscharntke et al. 2005). In this context, it is important to implement management measures in order to decrease negative effects of human activities on flora and fauna. Butterflies are good biological models to understand mechanisms driving community composition at different scales (Grill et al. 2005; Öckinger and Smith 2006; Pöyry et al. 2009; Sjödin et al. 2008; Summerville and Crist 2001) because they react quickly to environmental modifications (Thomas 2005). As they are phytophagous species, their richness and spatial distribution within a landscape reflect those of the vegetation (Blair and Launer 1997) and other taxa (Fleishman et al. 2000). Therefore, butterflies have been widely used to evaluate land-use management (Börschig et al. 2013; Erhardt 1985; Oostermeijer and van Swaay 1998) and climate changes (Boggs et al. 2003; Hill et al. 2002; Schweiger et al. 2014; Settele et al. 2008; Warren et al. 2001). Most butterfly species are linked to open, herbaceous habitats, such as grasslands (Oates 1995; van Swaay et al. 2006) and grassy elements like road verges (Dover 1996). Within agricultural landscapes, grasslands can be seen as source habitats, whereas linear elements (road verges and grassy lanes) can be either habitat, corridor or sink habitat (Öckinger and Smith 2007; Pulliam 1988; Weibull and Östman 2003). Their different roles can be explained by their different size, shape and quality (Fried et al. 2005).

Butterfly responses to local and landscape factors depend on their ecological attributes such as their dispersal capacity, reproductive rate and habitat and host-plant specialization (Bergman et al. 2004; Börschig et al. 2013; Crist et al. 2006; Dennis 2004; Ekroos et al. 2010; Öckinger et al. 2010; Perović et al. 2015; Thomas et al. 2001). Looking at functional composition instead of specific composition allows to understand assemblage mechanisms of communities (McGill et al. 2006; Öckinger et al. 2010) and to interpret observed changes (Devictor et al. 2008). With land-use intensification and landscape homogenization, butterfly communities are more and more dominated by generalist, mobile and productive species (Börschig et al. 2013; Ekroos et al. 2010; Öckinger et al. 2010), threatening specialist and sedentary species (Tscharntke et al. 2012). This tendency toward homogenous communities, potentially accelerated by global warming (Travis 2003), threatens ecosystem functions and resilience to perturbations (Potts et al. 2010). But only few studies analyze the effect of habitat features (vegetation richness, structure and specific composition, soil properties ...) and landscape features (cover of grasslands, woods, herbaceous strips ...) on functional diversity. Moreover, management aimed to restore specific richness can fail at preserving functional diversity (Cadotte 2011; Devictor et al. 2010).

On a local scale, butterfly communities are mainly associated with vegetation features (host-plants, nectar availability, plant species richness, diversity, structure, Haysom and Coulson 1998; Montesinos 1985). Heterogeneity in vegetation structures creates micro-habitats for butterflies and contributes to their survival, reproduction and hibernation (Dennis 2004; Reeder et al. 2005). Vegetation features depend on climate and soil properties, but also on agricultural practice intensity (Swengel 2001). On a landscape scale, landscape heterogeneity increases habitat diversity, such as grasslands and woodlands, promoting resource complementarity (host-plants and nectar) in favor of specialist species sensitive to perturbations. It reduces negative effect of local land-use intensity (Tscharntke et al. 2005; Tscharntke et al. 2012).

The aim of this study is to identify the relative importance of local and landscape features on butterfly communities in grasslands and herbaceous linear elements (road verges and lanes) in agricultural landscapes. It is important to investigate the role that plays each element type for butterfly populations and communities as it can be different. The following hypotheses were tested. (1) Landscape effects are less important for butterfly communities in grasslands than in linear elements. Indeed, grassland populations are bigger than those of linear elements and therefore more dependent on habitat features than on immigration (Rösch et al. 2013). (2) Changes in community composition associated with environmental factors should also be observed with functional traits within the community. (3) Habitat and landscape features linked to land-use intensity or landscape homogenization lead to butterfly communities dominated by generalist, mobile and productive species (Ekroos et al. 2010). Specialist and sedentary species are favored by a species-rich vegetation with high host-plant and nectar availability and by landscape heterogeneity. To test these hypotheses, butterfly communities were sampled in grasslands and linear elements in agricultural, moderately-fragmented landscapes in three French regions.

Methodology

Study sites

Butterflies and vegetation were sampled in three French regions: Aquitaine, Burgundy and Gascony (Figure 42). Burgundy, the northernmost region, is dominated by annual crops and most grasslands are pastured. Aquitaine is characterized by the importance of vineyards and most grasslands are mown once or twice a year. Gascony, the southernmost region, has a mosaic of crops, hedges and grasslands pastured and/or mown once or twice a year.

Six 5 x 5 km study landscapes per region were selected with approximately the same amount of grasslands (17.4 ± 4.8 % s.e.) and woody habitats (22.8 ± 2.1 % s.e.) in each landscape. In each landscape, eight grasslands and eight herbaceous linear elements were selected (144 of each in total) along a grassland connectivity gradient (Villemey et al. 2015). Among the 8 linear elements four were road verges and four herbaceous lanes between crops. They were chosen in order that they were not next to a source habitat (grassland, woody habitat, fallows and wasteland). Two previously selected linear elements were excluded because the three sampling hadn't been done

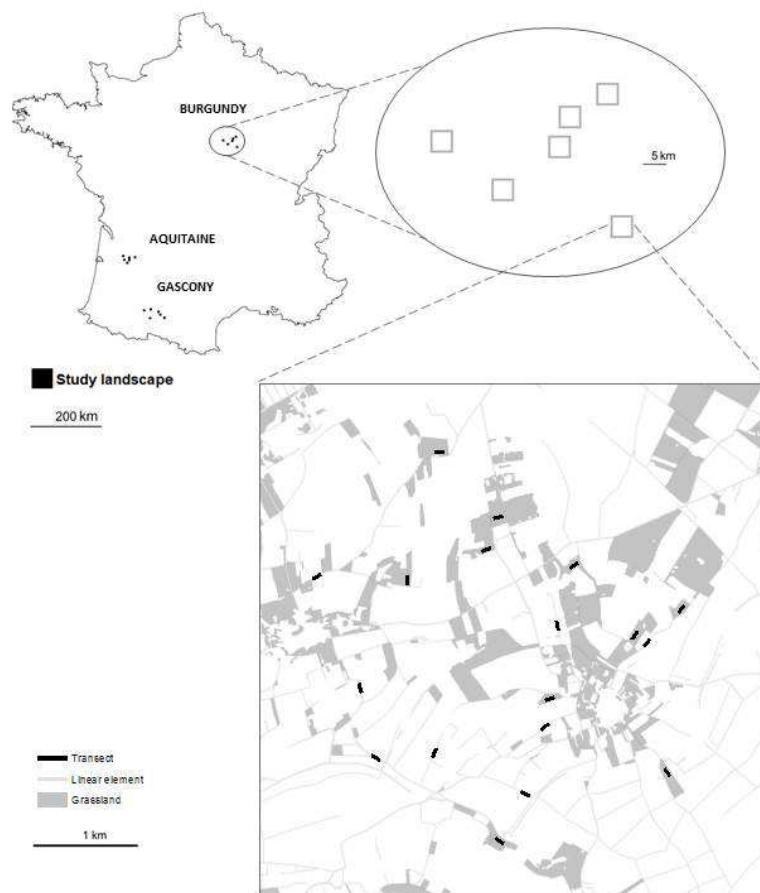


Figure 42: Sampling design with the three regions with each six 5 x 5 km study landscapes. In each study landscape butterflies were sampled in 8 grasslands and 8 linear elements.

Butterfly sampling

In 2014, butterflies were sampled along transects. In grasslands, transects were placed in the center. For road verges, transects were placed along one of the sides and in lanes, transects were placed at the center. Each 5 x 100 m transect was walked slowly during 10 minutes following the method of Pollard and Yates (1994) under good weather conditions (Pollard 1977), three times (between May and mid-June, between mid-June and mid-July and between mid-July and end of August). Butterflies and burnet moths were counted and identified at the species level. For the analyses, abundances were summed by species over the three visits.

Local variables

Between May and June, vegetation samplings were conducted in a 1 x 50 m strip within each butterfly transect. Cover of vascular plant species were estimated with Braun-Blanquet abundance-dominance coefficients (Braun-Blanquet and Roussine 1952). Bare soil cover, flower abundance per transect, representing nectar availability, and vegetation height measured at five points per transect were recorded at each butterfly sampling session. Plant species richness and dicot host-plant proportion, with host-plants defined by Lafranchis (2000) and excluding Poaceae that were considered not limiting, were calculated. Centered principal component analyses (PCA) were performed on floristic sampling matrices after removal of species present in less than three sites. Scores along the two first PCA axes were used as variables for vegetation community composition. Mean Ellenberg's indexes (Ellenberg 1988) for humidity, pH and soil nutrients were calculated for each site. A management intensity index was calculated based on the sample position along a

management intensity gradient in a reference model proposed by Balent (1991). This model is a correspondence analysis (CA) built from 61 floristic samplings with 110 floristic species in mid-altitude grasslands characterized by their trophic level and their perturbation intensity and it can be applied in different French regions (Balent et al. 2015; Balent et al. 1993). The management intensity gradient corresponds to the second CA axis. Based on floristic composition using species shared with the model (65 in grasslands and 75 in linear elements), floristic surveys from this study were projected in the model and positions along the second axis were used as management intensity index. Appendix 1 shows the eleven local variables used in this study.

Landscape variables

Land use maps were drawn in 2013 with ArcGis based on national GIS data (BDTOPO® 2011, National Geographic Institute, France), the 2011 national farmland survey RPG (Registre Parcellaire Graphique), and completed by aerial photo interpretation and field validations (Villemey et al. 2015). Percentage cover of crops, grassy strips, woody habitats, forest edges, permanent grasslands and roads were calculated in a buffer around each transect. According to Perović et al. (2015), landscape can have an effect on butterflies within a 1000m buffer. Because samplings were close to each other and landscape metrics were strongly correlated between different buffer sizes, an intermediate buffer size of 500 m was chosen. Landscape diversity was obtained with a Shannon diversity index based on 11 occupancy classes: crops, human constructions, grassy strips, woody habitats, forest edges, permanent grasslands, temporal grasslands, wasteland and shrublands, roads, vineyards and orchards and other elements. For each transect, distance to the nearest grassland and to the nearest woody habitat and a connectivity index for grassland and wood habitat networks based on circuit theory (McRae 2006) were calculated (Villemey et al. 2015). The connectivity index based on circuit theory is linked to an element importance in a landscape connectivity network via an electrical analogy (Pelletier et al. 2014). Appendix 1 shows the twelve landscape variables used for this study.

Correlations between local and landscape variables are presented in Appendix 1. Similar variation ranges for each variable between regions was verified prior to analysis.

Butterfly functional traits and rarity scores

Butterfly functional traits used were mobility, reproductive strategy (egg number, ovogeny index, larval growth rate and host-plant and habitat specialization (polyphagic class, Species Specialization Index and grassland specialisation). Species mobility was obtained from Stevens et al. (2013). It was preferred to expert sayings which can overestimate generalist species mobility (Stevens et al. 2012). Species Specialization Index (SSI) and specialization to grassland were obtained from the French Butterfly Monitoring Scheme (STERF) (Manil et al. 2015). Specialization to grassland corresponds at the relative abundance of each species sampled in grasslands in the STERF considering as other possible habitat constructions, crops and forests. Other traits were obtained from (Bink 1992). Missing trait values (around 14% of total traits values) were replaced by the mean trait value calculated over all species in this study. Community-Weighted Mean (CWM) and Rao's quadratic entropy (Rao) defining functional diversity (Rao 1982) were calculated, following (Perović et al. 2015). Principal component analysis on the species x traits matrix allowed graphic identification of strategies (i.e. correlated traits) within butterfly species (WallisDeVries 2014). Appendix 2 shows Pearson correlation coefficients between traits. Rarity scores were obtained from the occurrences of all butterfly species recorded in the STERF between 2005 and 2014. Rarity score corresponds to the

number of sites a species was not detected divided by the total number of sites surveyed (from 0 for common species to 1 for rare species).

Data analyses

To analyze differences between butterfly communities between grasslands and linear elements we used partial Canonical Correspondence Analysis (pCCA) with element type as constraining variable on a transect x species matrix, partialling out the regional effect. Similarly, mixed effect models (GLMM) were performed with element type as fixed effect and landscape within region as random effect, to analyze differences between grassland and linear element butterfly species richness, Rao's quadratic entropy and CWM traits.

CCAs were used to identify local and landscape features affecting butterfly community assemblage for each element separately (grasslands and linear elements). Best-fitting models were obtained by forward selection of significant variables (Blanchet et al. 2008). Partial CCAs were used to partition variance explained by local, landscape or regional variables (Borcard et al. 1992). Significance of results was tested with 1000 permutations ($P < 0.05$). For multivariate analysis, species occurring in less than three sites were excluded (0.4% of grasslands individuals and 1.9% of linear elements individuals).

To identify local and landscape variables affecting butterfly community diversity and CWM traits, mixed effect models were performed, with specific richness, Rao's quadratic entropy and CWM traits as response variables, landscape within region as random effect and either local or landscape variables as fixed effect. Every possible variable combination was tested, null model included. Variable correlations ($r > 0.6$) were accounted for (correlated variable were never used in the same model). Best-fitting models were determined by the lowest AICc score (Sugiura 1978). Flower abundance and bare soil proportion were log-transformed. All variables were standardized.

R 3.1.2 (R Core Team 2014) was used for all data analyses.

Results

In total 6612 butterflies were recorded, with 70 butterfly species in 144 grassland transects and 61 species in 142 linear elements. Species recorded and their frequency and abundance are presented in Appendix 3.

Differences between butterfly communities in grasslands and linear elements

Butterfly community composition was significantly different between grasslands and linear elements (CCA, 2.98% explained inertia, $P < 0.001$). Species richness was significantly higher in grasslands than in linear elements (GLMMs, $P < 0.001$; Figure 43). However, grassland butterfly communities were less functionally divergent and had slightly less rare species than communities in linear elements (Figure 43). In grasslands butterfly communities were in average less mobile, more specialist, more long-lived and less productive than communities in linear elements (GLMMs, $P < 0.005$; Figure 44).

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires

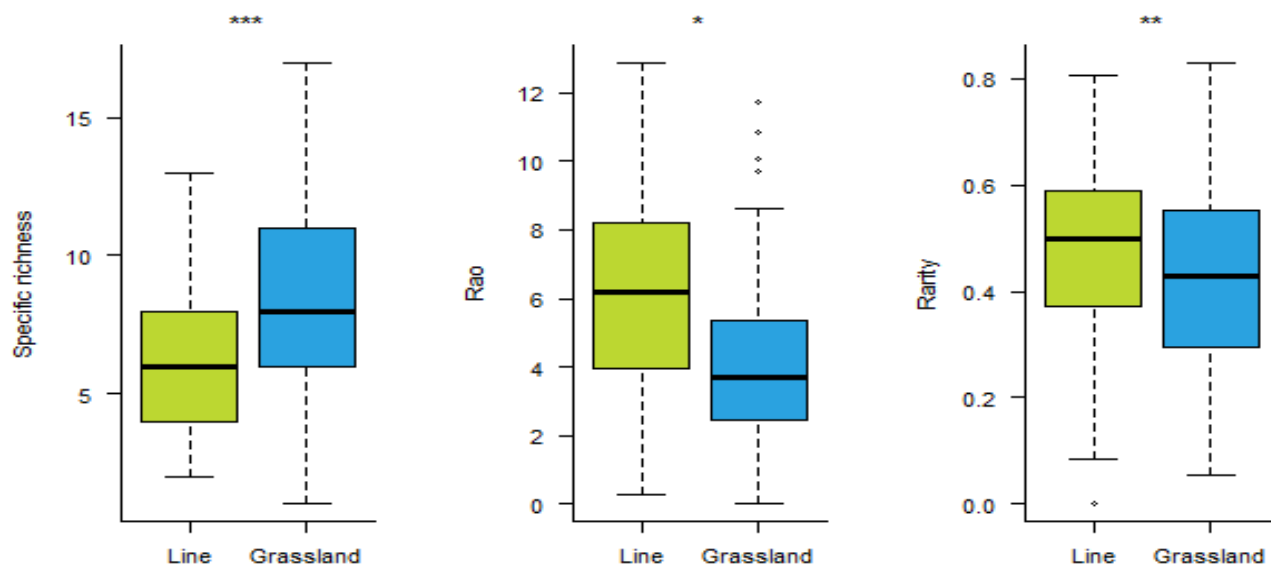


Figure 43 : Box plots of butterfly community species richness, Rao's quadratic entropy and community weighted mean rarity values in grasslands and linear elements with element type effect significance (GLMM: $P < 0.001$: ***, $0.001 < P < 0.01$: **, $0.01 < P < 0.05$: * and $P > 0.05$: ns).

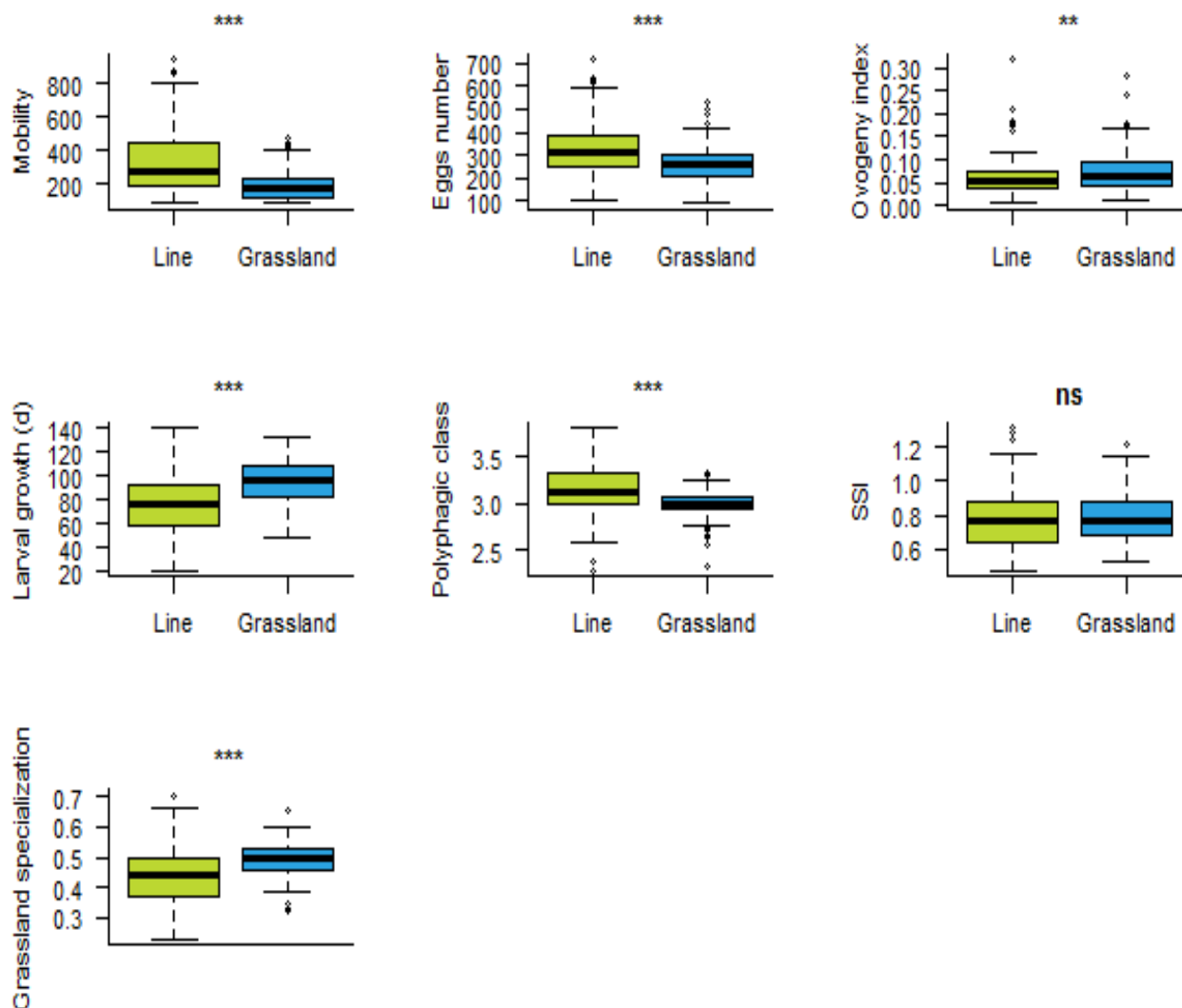


Figure 44 : Box plots of butterfly community weighted mean traits values in grasslands and linear elements with element type effect significance (GLMM: $P < 0.001$: ***, $0.001 < P < 0.01$: **, $0.01 < P < 0.05$: * and $P > 0.05$: ns).

Butterfly community assemblage response to local and landscape features

In grasslands, 15.7% of butterfly community inertia was explained by local, landscape and regional variables (Figure 45). Local variables explained 9.16% of inertia and 5.43% when inertia from landscape variables and region were partialled out. For grassland butterfly community composition, selected local variables were flower abundance, vegetation composition (axes PCA) and vegetation height. Selected landscape variables were landscape diversity, woody habitat cover and grassy strip cover. Landscape variables explained 4.65% of inertia and 2.87% when inertia from local variables and region were partialled out.

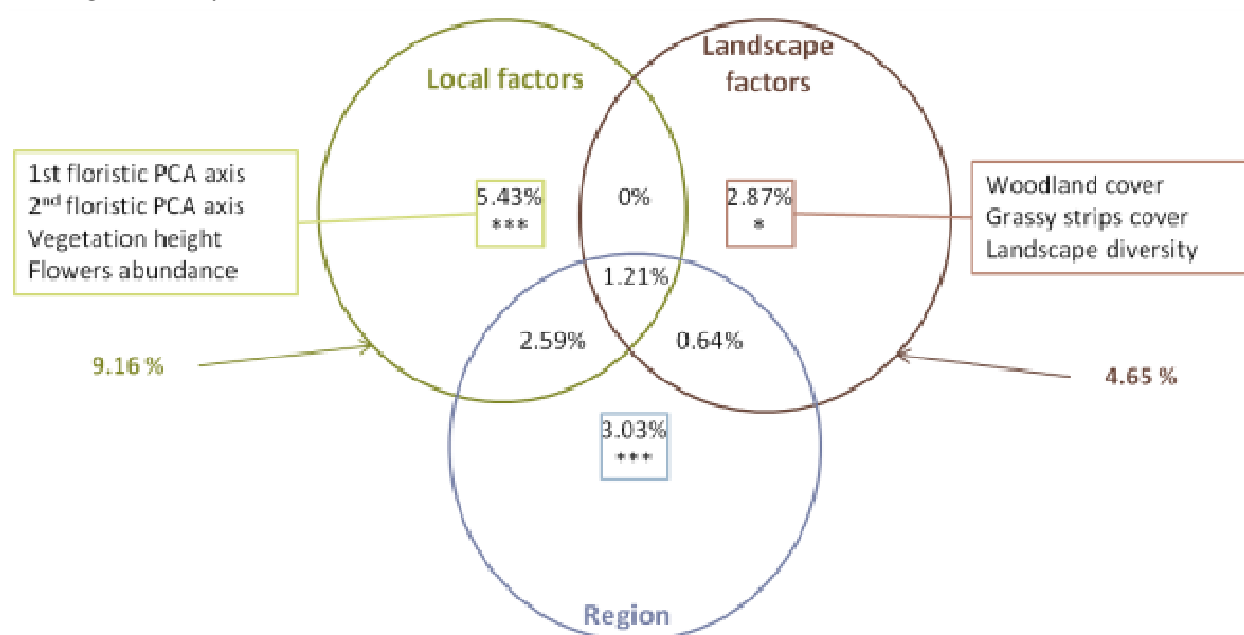


Figure 45 : Grassland butterfly community composition inertia explained by local, landscape and regional variables from best CCAs ($P < 0.001$: ***, $0.001 < P < 0.01$: **, $0.01 < P < 0.05$: * and $P > 0.05$: ns). Circles: CCAs and rectangles: partial CCAs.

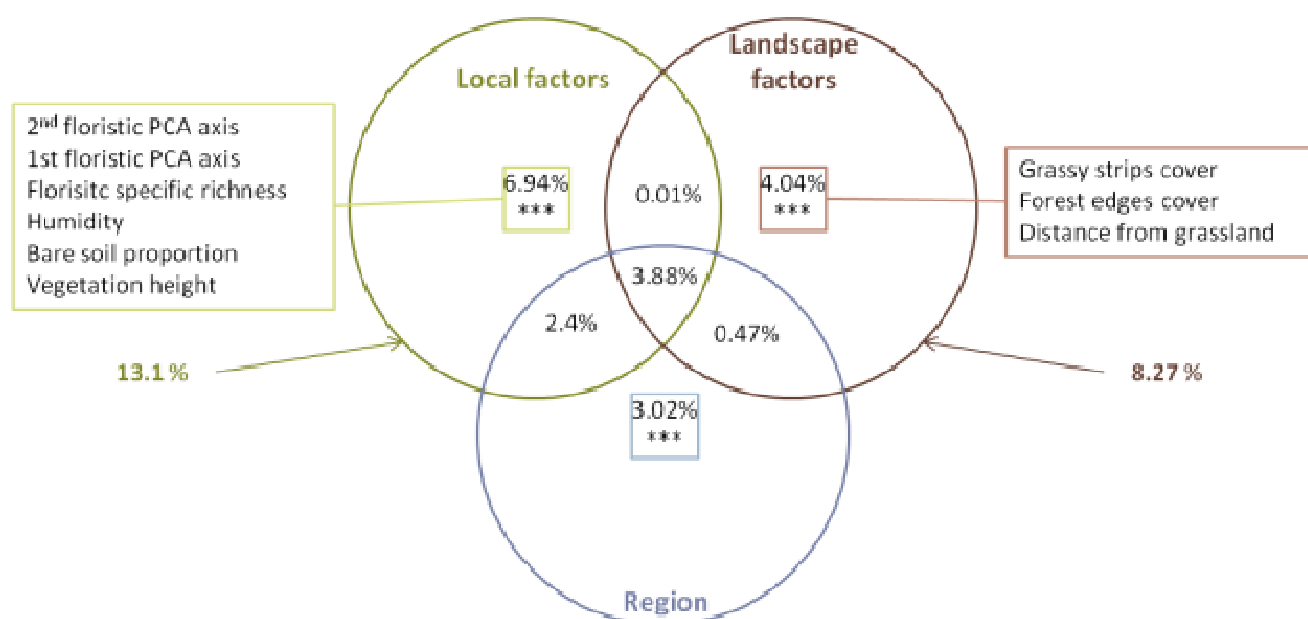


Figure 46 : Linear element butterfly community composition inertia explained by local, landscape and regional variables from best CCAs ($P < 0.001$: ***, $0.001 < P < 0.01$: **, $0.01 < P < 0.05$: * and $P > 0.05$: ns). Circles: CCAs and rectangles: partial CCAs.

In linear elements, 20.63% of butterfly community inertia was explained by local, landscape and regional variables (Figure 46). Landscape variables explained more butterfly community composition inertia in linear elements than in grasslands. For linear element butterfly community composition, selected landscape variables were distance to the nearest grassland and grassy strip and forest edges cover. Local variables, however, still explained more inertia than landscape variables. They explained 13.1% of inertia and 6.94% when inertia from landscape variables and region were partialled out. Selected local variables were humidity, bare soil proportion and vegetation composition, plant species richness and height.

Butterfly community diversity response to local and landscape features

Butterfly species richness index decreased with management intensity in grasslands (Figure 47). It increased with flower abundance in both grasslands (Figure 47) and linear elements. In grassland, butterfly species richness also increased with vegetation species richness. In linear elements, it increased with vegetation height and it was also affected by nude soil proportion and soil eutrophication (N Ellenberg value, Tableau 12).

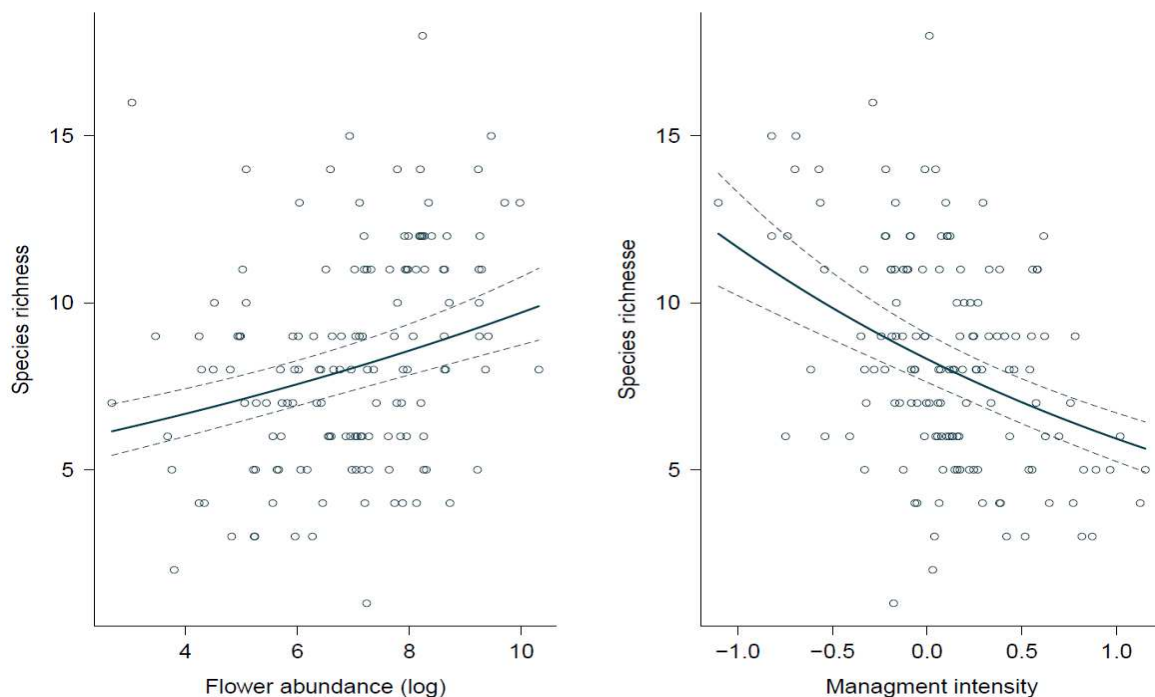


Figure 47 : Effect on grassland butterfly species richness of (a) flower abundance and (b) management intensity, dotted lines represent standard error, other variables were fixed at their mean and landscape within region effect as random effect.

At the landscape scale, grassland community species richness increased with woody habitat quantity and proximity (Figure 49), which are negatively correlated with crop cover (Appendix 1), and connectivity to the grassland networks. In linear elements, it increased with grassland proximity (Figure 49), which is negatively correlated with culture quantity and positively with landscape diversity (Appendix 1), and decreased with grassy strip percentage, which is negatively correlated with forest edges percentage (Appendix 1). But this effect is weak and non-significant when taken alone.

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires

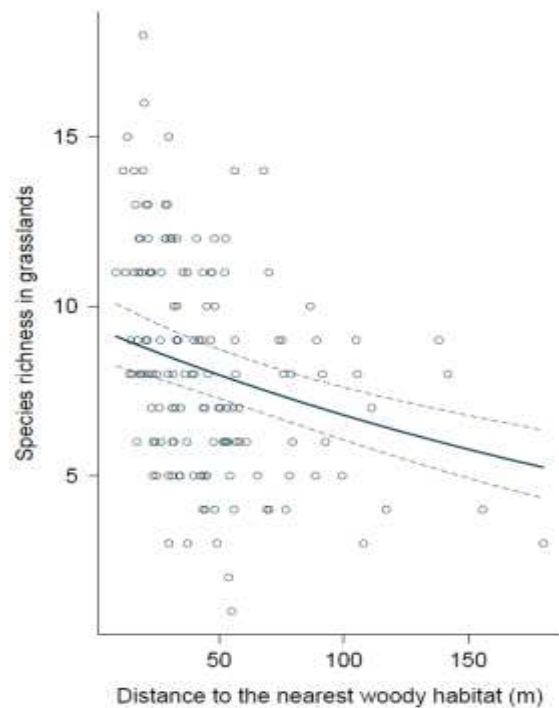


Figure 48 : Effect on species richness of distance to the nearest woody habitat in grasslands illustrated with standard error (dotted lines), other variables fixed at their mean and landscape within region effect as random effect.

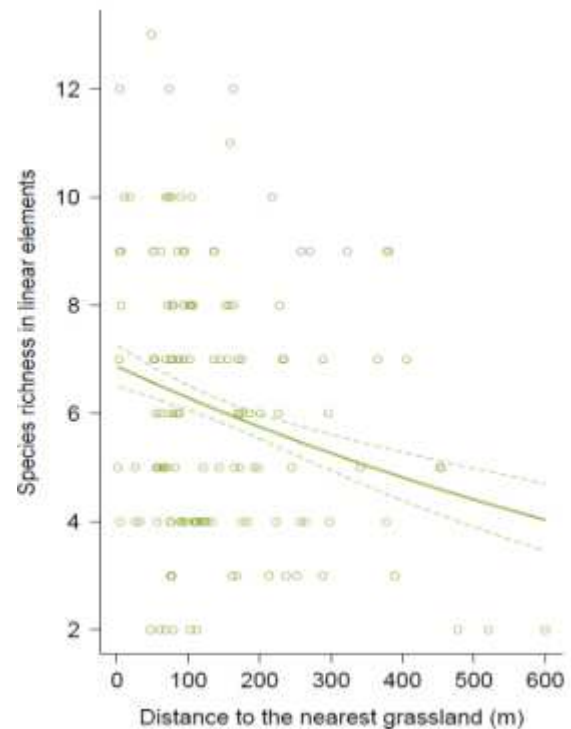


Figure 49 : Effect on species richness of distance to the nearest grassland in linear elements (green) illustrated with standard error (dotted lines), other variables fixed at their mean and landscape within region effect as random effect.

Tableau 12: Best-fitting model results explaining butterfly species richness in grassland and linear elements at local and landscape scales with landscape within region effect included as random effect.

	Grasslands			Linear elements		
	Variable	Pente ± s.e.	R ²	Variable	Pente ± s.e.	R ²
Local factors	Flowers abundance	0.0969 ± 0.0313	0.26	Flowers abundance	0.0737 ± 0.0358	0.19
	Management intensity	-0.138 ± 0.0379		Vegetation height	0.169 ± 0.0391	
	Vegetation specific richness	0.0630 ± 0.0338		Nutrients	-0.0843 ± 0.0362	
Landscape factors	% woody habitats	0.0622 ± 0.0308	0.14	Nude soil proportion	0.140 ± 0.0395	0.08
	Connectivity to grasslands	0.0738 ± 0.0270		% grassy strips	-0.0784 ± 0.0356	
	Distance to the nearest woodland	-0.0958 ± 0.0368		Distance to the nearest grassland	-0.101 ± 0.0366	

Functional butterfly community response to local and landscape variables

In grasslands, butterfly community Rao's quadratic entropy was affected by both local and landscape variables, but local variable had the main effect (Tableau 13). It decreased with vegetation height and increased with distance to the nearest grassland. CWM trait values were not significantly affected by local or landscape variables (Tableau 13).

Tableau 13: Best-fitting model results explaining butterfly community Rao's quadratic entropy and community-weighted-mean trait values in grassland at local and landscape scales with landscape within region effect included as random effect.

	Local factors			Landscape factors		
	Variable	Effect ± s.e.	R ²	Variable	Effect ± s.e.	R ²
Rao's quadratic entropy	Vegetation height	-0.549 ± 0.169	0.07	Distance to the nearest grassland	0.469 ± 0.216	0.03
Mobility	ns			ns		
Eggs number	ns			ns		
Ovogeny index	ns			ns		
Larval growth	ns			ns		
Polyphagic class	ns			ns		
SSI	ns			ns		
Grassland specialization	ns			ns		

In linear elements, butterfly community Rao's quadratic entropy was also affected by both local and landscape variables (Tableau 14). It increased with management intensity, bare soil proportion, roads percentage and along the floristic PCA 1st axis. Besides, more CWM trait values were affected by either local or landscape variables (Tableau 14) than in grasslands. Habitat specialization (SSI and grassland specialization) were affected by both local and landscape variables. It increased with vegetation height and woody edge cover (Figure 50). CWM host-plant specialization increased with grassland proximity. CWM ovogeny index was affected by floristic PCA 1st axis.

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires

Tableau 14: Best-fitting model results explaining butterfly community Rao's quadratic entropy and community-weighted-mean trait values in linear elements at local and landscape scales with landscape within region effect included as random effect.

	Local factors			Landscape factors		
	Variable	Effect ± s.e.	R ²	Effect ± s.e.	Variable	R ²
Rao's quadratic entropy	Floristic PCA 1 st axis	1.353 ± 0.551	0.07	% roads	0.532 ± 0.224	0.04
	Management intensity	1.202 ± 0.514				
	Bare soil proportion	0.857 ± 0.366				
Mobility	ns			ns		
Eggs number	ns			ns		
Ovogeny index	Floristic PCA 1 st axis	-0.0119 ± 0.00317	0.09	ns		
Larval growth	ns			ns		
Polyphagic class	ns			Distance to the nearest grassland	0.0864 ± 0.0213	0.10
SSI	Vegetation height	0.0441 ± 0.0139	0.06	% forest edges	0.0671 ± 0.0147	0.14
Grassland specialization	Vegetation height	2.623e-02 ± 7.022e-03	0.08	% forest edges	2.553e-02 ± 7.574e-03	0.08

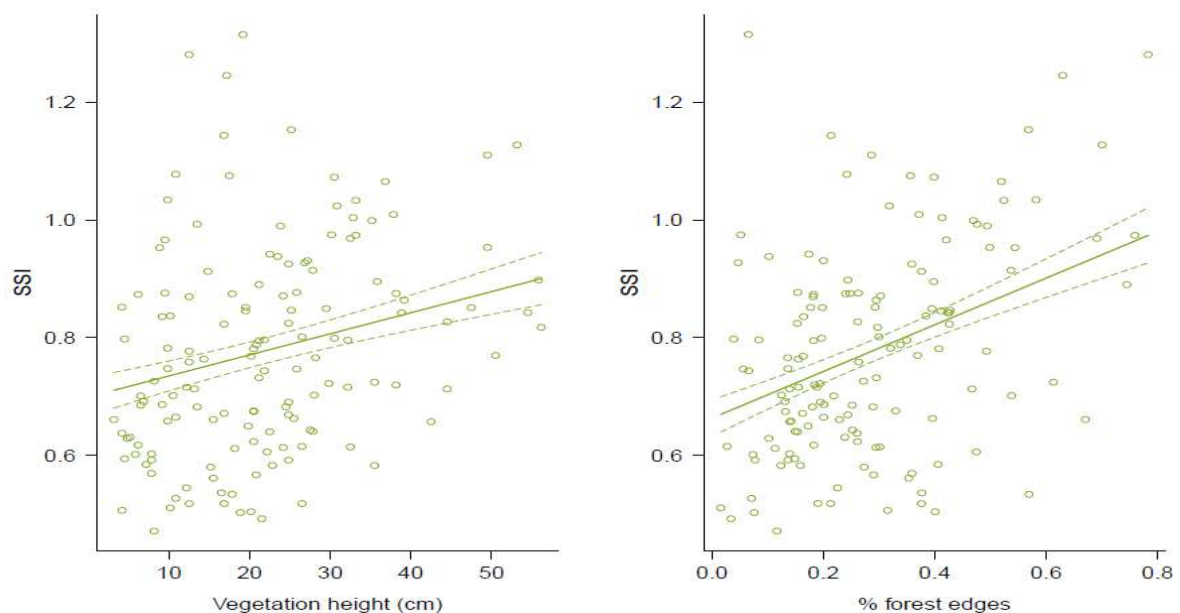


Figure 50 : Effect of vegetation height (cm) ($R^2 = 0.06$) and forest edges percentage ($R^2 = 0.14$) on community-weighted-mean habitat specialization in linear elements illustrated with standard error (dotted lines), other variables fixed at their mean and landscape within region effect as random effect.

Discussion

Both butterfly community specific richness and composition were significantly different between grasslands and linear elements. Those communities were also functionally different. Grassland communities were richer and composed of species more specialize, more sedentary and less productive than linear element communities, although they had fewer rare species than linear element ones. Local habitat, vegetation features in particular, played a major role for grassland communities whereas linear element communities were also dependent on landscape composition.

Grassland communities seemed more dependent on local features than landscape, similar to what found (van Halder et al. 2008) in forest landscape. Their specific composition depended mainly on vegetation (Blair and Launer 1997; Ehrlich and Raven 1964; Haysom and Coulson 1998; Kubo et al. 2009; Montesinos 1985), with its specific composition, structure and nectar resources. Important management intensity, which represents long-term effects of mowing or grazing, had a negative effect on specific richness. It would alter floristic composition, important for the assembly of these communities (Weiner et al. 2011), and could lead to a direct destruction of individuals (Öckinger and Smith 2007). Nevertheless, management intensity had no visible effect on community functional composition. However, it modifies vegetation height which had a significant effect on functional divergence. But the negative effect of vegetation height on specific richness, which represents the short-time effect of grassland management, suggests that an extensive management could be beneficial for butterflies. Indeed, there is a compromise between the negative effects of the mowing or grazing and increased of vegetation structural heterogeneity and the opening favorable for butterflies (Clausen et al. 2001; EEA 2013; Erhardt 1985; Kruess and Tscharntke 2002; Marini et al. 2009; Schneider and Fry 2005; Steffan-Dewenter et al. 1997). On the landscape scale, woody habitat proximity and cover seemed important to enhance butterfly specific richness (Jonason et al. 2010; Schneider and Fry 2005; Villemey et al. 2015), by playing a role of refuge (climatic and for food resources) or for butterfly dispersal through forest edges (Dennis 2004; Dennis et al. 2006; Dover 1996).

For linear element communities, landscape seemed to play a more important role than for grassland community. However, local features still had the main effects. Specific richness was positively affected by vegetation height, at the opposite of grasslands. Too frequent mowing paths and roadsides, which reduces the height of the vegetation, would also decrease the resources offered by the vegetation at butterflies (Valtonen et al. 2006) and could directly damage caterpillars (Öckinger and Smith 2007). Moreover, high vegetation seemed beneficial for habitat-specialist species. High vegetation could be associated with species rich and diversify floristic communities (Pöyry et al. 2009; Stefanescu et al. 2009). Forest edges cover was also beneficial for habitat-specialist species, maybe because they could be used as corridor by butterflies. Management intensity and road cover both increased functional divergence. Thus, anthropogenic disturbance seemed to decrease community redundancy which could lead to a fewer resilience potential of the community. Grassland proximity increased community specific richness and decreased polyphagous species dominance. Indeed, generalists are able to use a wide variety of resources and find alternative resources outside their habitat patch (Öckinger et al. 2010) whereas for specialist species, grasslands represent an important source habitat by offering nectar resources. Butterfly attraction by grassy strips if flowered could explain the specific richness decrease observed in linear element when grassy strips cover increases. As functional traits link to reproduction and habitat specialization are influenced by local factors, linear elements seem to be used by butterflies not only as corridor but also as habitat (Ewers and Didham 2006; Tscharntke et al. 2002). But linear elements also depend on

other patches such as grasslands (Öckinger and Smith 2007) and forest edges. They could also be refuges by offering complementary resources when grasslands are mown or pastured (Aviron et al. 2011) or serve as source-habitat for the resettlement of butterflies in grasslands put in extensive management. Other factors could impact butterfly communities, such as patch size which could be important for specialist species sensitive to fragmentation (Steffan-Dewenter and Tscharntke 2000).

As grassland and linear element communities don't respond to local and landscape features in the same way, it is important for conservation to adapt management measures according to the element type. But grasslands and linear elements are not independent. Specific and functional approaches seem complementary (Vandewalle et al. 2010). To enhance butterfly biodiversity in grassland, high habitat quality should be preserved by extensive but non uniform management (INRA 2010). The role of linear element for pollinators should not be neglected (Clausen et al. 2001; Quin and Burel 2002). Linear element community could be preserved by moderate and late mowing (Valtonen et al. 2006). But those communities are dependent on immigration from other semi-natural habitat patches, grasslands and woodlands in particular, as shown by this study and Rösch et al. (2013). Thus, landscape with mosaic of grasslands and woodlands well preserved seem a good way to enhance butterfly conservation.

Conclusion

This study has shown significant differences between butterfly communities in grasslands and herbaceous linear elements. Because grasslands are usually large habitat patches, their butterfly communities are less affected by landscape than linear element communities. For both element types, a good habitat quality resulting in diversify floristic communities with nectar resources allowed by extensive management could enhance butterfly biodiversity. Moreover, heterogeneous landscapes with grasslands and woodlands mosaic allow resources complementarity beneficial for the most threaten species. Because butterflies are good biological model, these management measures could be beneficial for other arthropod communities and their parasites (Schweiger et al. 2005) as for floristic communities through pollination.

Acknowledgements

We would like to thank all the participants for the field work and the farmers who allowed accessing their grasslands. This study was supported by the LEVANA project, financed by the French Ministry of the Environment (program DIVA 3, contract 12-MBGD-DIVA-5-CVS-030).

References

- Aviron, S., Herzog, F., Klaus, I., Schüpbach, B., Jeanneret, P., 2011. Effects of Wildflower Strip Quality, Quantity, and Connectivity on Butterfly Diversity in a Swiss Arable Landscape. *Restoration Ecology* 19, 500-508.
- Balent, G., 1991. Construction of a reference frame for studying changes in species composition in grasslands: the example of an old-field succession. *Options Medit* 15, 73-81.
- Balent, G., Bertoni, G., Boisdon, I., Capitaine, M., Colace, M.-P., Dobremez, L., Gibon, A., Gos, P., Lavorel, S., Loucougaray, G., Mesmin, X., 2015. Quelles perspectives d'intensification écologique des services fourragers rendus par des prairies de moyenne montagne française? Une analyse comparative. *Fourrages* 221, 3-14.
- Balent, G., Duru, M., Magda, D., 1993. Pratiques de gestion et dynamique de la végétation des prairies permanentes. *Etudes et Recherches sur les Systèmes agraires et le Développement* 27, 283-301.
- Bergman, K.-O., Askling, J., Ekberg, O., Ignell, H., Wahlman, H., Milberg, P., 2004. Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* 27, 619-628.
- Bink, F.A., 1992. *Ecologische atlas van de dagvlinders van Noordwest-Europa*. Schuyt and Co Uitgevers en Importeurs bv.
- Blair, R.B., Launer, A.E., 1997. Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation* 80, 113-125.

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires

- Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D., 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89, 2623-2632.
- Boggs, C.L., Watt, W.B., Ehrlich, P.R., 2003. *Butterflies: ecology and evolution taking flight*. University of Chicago Press.
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73, 1045-1055.
- Börschig, C., Klein, A.-M., von Wehrden, H., Krauss, J., 2013. Traits of butterfly communities change from specialist to generalist characteristics with increasing land-use intensity. *Basic and Applied Ecology* 14, 547-554.
- Braun-Blanquet, J., Roussine, N., 1952. *Groupements végétaux de la France Méditerranéenne*.
- Cadotte, M.W., 2011. The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *Journal of Applied Ecology* 48, 1067-1069.
- Clausen, H.D., Holbeck, Reddersen, J., Holbeck, H.B., 2001. Factors influencing abundance of butterflies and burnet moths in the uncultivated habitats of an organic farm in Denmark. *Biological Conservation* 98, 167-178.
- Crist, T., Pradhan-Devare, S., Summerville, K., 2006. Spatial variation in insect community and species responses to habitat loss and plant community composition. *Oecologia* 147, 510-521.
- Dennis, R.L.H., 2004. Butterfly habitats, broad-scale biotope affiliations, and structural exploitation of vegetation at finer scales: the matrix revisited. *Ecological Entomology* 29, 744-752.
- Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G., Isaac, N.J.B., Roy, D.B., Hardy, P.B., Fox, R., Asher, J., 2006. The effects of visual apparency on bias in butterfly recording and monitoring. *Biological Conservation* 128, 486-492.
- Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507-514.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouquet, N., 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters* 13, 1030-1040.
- Dover, J.W., 1996. Factors Affecting the Distribution of Satyrid Butterflies on Arable Farmland. *Journal of Applied Ecology* 33, 723-734.
- EEA, 2013. *The European Grassland Butterfly Indicator: 1990–2011*, In European Environment Agency Technical report. p. 34.
- Ehrlich, P.R., Raven, P.H., 1964. Butterflies and Plants: A Study in Coevolution. *Evolution* 18, 586-608.
- Ekroos, J., Heliölä, J., Kuussaari, M., 2010. Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47, 459-467.
- Ellenberg, H., 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press.
- Erhardt, A., 1985. Diurnal Lepidoptera: Sensitive Indicators of Cultivated and Abandoned Grassland. *Journal of Applied Ecology* 22, 849-861.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology* 43, 527-536.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F., G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.-L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14, 101-112.
- Fleishman, E., Murphy, D.D., Brussard, P.F., 2000. A new method for selection of umbrella species for conservation planning. *Ecological Applications* 10, 569-579.
- Fried, J., Levey, D., Hogsette, J., 2005. Habitat corridors function as both drift fences and movement conduits for dispersing flies. *Oecologia* 143, 645-651.
- Grill, A., Knoflach, B., Cleary, D.R., Kati, V., 2005. Butterfly, spider, and plant communities in different land-use types in Sardinia, Italy. *Biodiversity and Conservation* 14, 1281-1300.
- Haysom, K.A., Coulson, J.C., 1998. The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological Entomology* 23, 377-385.
- Hill, J.K., Thomas, C.D., Fox, R., Telfer, M.G., Willis, S.G., Asher, J., Huntley, B., 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proceedings B: Biological Sciences* 269, 2163-2171.
- INRA, 2010. *Agriculture et Biodiversité*. Editions Quae.
- Jonason, D., Milberg, P., Bergman, K.O., 2010. Monitoring of butterflies within a landscape context in south-eastern Sweden. *Journal for Nature Conservation* 18, 22-33.
- Kruess, A., Tscharntke, T., 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation* 106, 293-302.
- Kubo, M., Kobayashi, T., Kitahara, M., Hayashi, A., 2009. Seasonal fluctuations in butterflies and nectar resources in a semi-natural grassland near Mt. Fuji, central Japan. *Biodiversity Conservation* 18, 229-246.
- Lafranchis, T., 2000. *Les papillons de jour de France, Belgique et Luxembourg et leurs chenilles*. Biotope
- Manil, L., Lerch, A., Fontaine, B., Julliard, R., 2015. *Suivi Temporel des Rhopalocères de France (STERF) - Bilan 2005-2014*, pp. 1-82.
- Marini, L., Fontana, P., Battisti, A., Gaston, K.J., 2009. Agricultural management, vegetation traits and landscape drive orthopteran and butterfly diversity in a grassland-forest mosaic: a multi-scale approach. *Insect Conservation and Diversity* 2, 213-220.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 178-185.
- McRae, B.H., 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60, 1551-1561.

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires

- Montesinos, J.L.V., 1985. Diversity and species richness of butterflies and skippers in central Spain habitats. *Journal of Research on Lepidoptera*, 364-371.
- Oates, M.R., 1995. Butterfly conservation within the management of grassland habitats, In *Ecology and Conservation of Butterflies*. ed. A. Pullin, pp. 98-112. Springer Netherlands.
- Öckinger, E., Schweiger, O., Crist, T.O., Debinski, D.M., Krauss, J., Kuussaari, M., Petersen, J.D., Pöyry, J., Settele, J., Summerville, K.S., Bommarco, R., 2010. Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13, 969-979.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2006. Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands. *Oecologia* 149, 526-534.
- Öckinger, E., Smith, H.G., 2007. Semi-Natural Grasslands as Population Sources for Pollinating Insects in Agricultural Landscapes. *Journal of Applied Ecology* 44, 50-59.
- Oostermeijer, J.G.B., van Swaay, C.A.M., 1998. The relationship between butterflies and environmental indicator values: a tool for conservation in a changing landscape. *Biological Conservation* 86, 271-280.
- Ouin, A., Burel, F., 2002. Influence of herbaceous elements on butterfly diversity in hedgerow agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment* 93, 45-53.
- Pelletier, D., Clark, M., Anderson, M.G., Rayfield, B., Wulder, M.A., Cardille, J.A., 2014. Applying Circuit Theory for Corridor Expansion and Management at Regional Scales: Tiling, Pinch Points, and Omnidirectional Connectivity. *PLoS one* 9, e84135.
- Perović, D., Gámez-Virués, S., Börschig, C., Klein, A.-M., Krauss, J., Steckel, J., Rothenwöhrer, C., Erasmi, S., Tschardtke, T., Westphal, C., 2015. Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *Journal of Applied Ecology* 52, 505-513.
- Pollard, E., 1977. A method for assessing changes in the abundance of butterflies. *Biological Conservation* 12, 115-134.
- Pollard, E., Yates, T.J., 1994. *Monitoring Butterflies for Ecology and Conservation: The British Butterfly Monitoring Scheme*. Springer Science and Business Media.
- Potts, S.G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 345-353.
- Pöyry, J., Paukkunen, J., Heliölä, J., Kuussaari, M., 2009. Relative contributions of local and regional factors to species richness and total density of butterflies and moths in semi-natural grasslands. *Oecologia* 160, 577-587.
- Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132, 652-661.
- R Core Team, 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rao, C.R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21, 24-43.
- Reeder, K.F., Debinski, D.M., Danielson, B.J., 2005. Factors affecting butterfly use of filter strips in Midwestern USA. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 109, 40-47.
- Rösch, V., Tschardtke, T., Scherber, C., Batáry, P., 2013. Landscape composition, connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *Journal of Applied Ecology* 50, 387-394.
- Schneider, C., Fry, G., 2005. Estimating the consequences of land-use changes on butterfly diversity in a marginal agricultural landscape in Sweden. *Journal for Nature Conservation* 13, 247-256.
- Schweiger, O., Harpke, A., Wiemers, M., Settele, J., 2014. *Climber: Climatic niche characteristics of the butterflies in Europe*. ZooKeys 367, 65-84.
- Schweiger, O., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Bugter, R., Wingerden, W., 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales : Arthropod communities in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 42, 1129-1139.
- Settele, J., Kudrna, O., Harpke, A., Kühn, I., van Swaay, C., Verovnik, R., Warren, M., Wiemers, M., Hanspach, J., Hickler, T., Kühn, E., van Halder, I., Veling, K., Vliegthart, A., Wynhoff, I., Schweiger, O., 2008. *Climatic Risk Atlas of European Butterflies*. Pensoft Publishers.
- Sjödin, N.E., Bengtsson, J., Ekbom, B., 2008. The influence of grazing intensity and landscape composition on the diversity and abundance of flower-visiting insects. *Journal of Applied Ecology* 45, 763-772.
- Stefanescu, C., Peñuelas, J., Filella, I., 2009. Rapid changes in butterfly communities following the abandonment of grasslands: a case study. *Insect Conservation and Diversity* 2, 261-269.
- Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* 3, 449-456.
- Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., Steffan-Dewenter, I., 1997. Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. *Oecologia* 109, 294-302.
- Stevens, V.M., Trochet, A., Blanchet, S., Moulherat, S., Clobert, J., Baguette, M., 2013. Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications* 6, 630-642.
- Stevens, V.M., Trochet, A., van Dyck, H., Clobert, J., Baguette, M., 2012. How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis using butterflies. *Ecology Letters* 15, 74-86.
- Sugiura, N., 1978. Further analysts of the data by akaike's information criterion and the finite corrections. *Communications in Statistics - Theory and Methods* 7, 13-26.

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires

- Summerville, K.S., Crist, T.O., 2001. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology* 82, 1360-1370.
- Swengel, A., 2001. A literature review of insect responses to fire, compared to other conservation managements of open habitat. *Biodiversity and Conservation* 10, 1141-1169.
- Thomas, J.A., 2005. Monitoring change in the abundance and distribution of insects using butterflies and other indicator groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 360, 339-357.
- Thomas, J.A., Bourn, N.A.D., Clarke, R.T., Stewart, K.E., Simcox, D.J., Pearman, G.S., Curtis, R., Goodger, B., 2001. The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings B: Biological Sciences* 268, 1791-1796.
- Travis, J.M.J., 2003. Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of The Royal Society B Biological Sciences* 270, 467-473.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*, 857-874.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A., Thies, C., 2002. Contribution of Small Habitat Fragments to Conservation of Insect Communities of Grassland-Cropland Landscapes. *Ecological Applications* 12, 354-363.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., Westphal, C., 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews* 87, 661-685.
- Valtonen, A., Saarinen, K., Jantunen, J., 2006. Effect of different mowing regimes on butterflies and diurnal moths on road verges. *Animal Biodiversity and Conservation* 29, 133-148.
- van Halder, I., Barbaro, L., Corcket, E., Jactel, H., 2008. Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. *Biodiversity and Conservation* 17, 1149-1169.
- van Swaay, C., Warren, M., Loïs, G., 2006. Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10, 189-209.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Doledéc, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A., Lavorel, S., da Silva, P.M., Moretti, M., Niemela, J., Santos, P., Sattler, T., Sousa, J.P., Sykes, M.T., Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., 2010. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19, 2921-2947.
- Villemey, A., van Halder, I., Quin, A., Barbaro, L., Chenot, J., Tessier, P., Calatayud, F., Martin, H., Roche, P., Archaux, F., 2015. Mosaic of grasslands and woodlands is more effective than habitat connectivity to conserve butterflies in French farmland. *Biological Conservation* 206-215, under review.
- WallisDeVries, M.F., 2014. Linking species assemblages to environmental change: Moving beyond the specialist-generalist dichotomy. *Basic and Applied Ecology* 15, 279-287.
- Warren, M.S., Hill, J.K., Thomas, J.A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D.B., Telfer, M.G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, G., Willis, S.G., Greatorex-Davies, J.N., Moss, D., Thomas, C.D., 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414, 65-69.
- Weibull, A.-C., Östman, Ö., 2003. Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology* 4, 349-361.
- Weiner, C.N., Werner, M., Linsenmair, K.E., Blüthgen, N., 2011. Land use intensity in grasslands: Changes in biodiversity, species composition and specialisation in flower visitor networks. *Basic and Applied Ecology* 12, 292-299.

Appendix

Appendix 1 : Mean en standard error (s.e.), minimum and maximum values of local and landscape variables in grasslands (n = 144) and linear elements (n = 142).

		Grasslands			Linear elements				
		Mean	s..e.	Min	Max	Mean	s.e.	Min	Max
Local factors	Floristic richness	29	0.6	10	49	32	1	9	62
	Host-plant proportion	0.130	0.010	0.003	0.636	0.166	0.012	0.002	0.601
	Humidity	4.06	0.12	0.46	6.93	4.33	0.10	1.46	6.78
	pH	3.41	0.09	0.90	5.99	4.68	0.11	0.22	6.85
	Nutrients	3.70	0.12	0.51	6.75	4.69	0.08	2.05	6.93
	Flower abundance	2700	46	4	30059	1687	67	24	20216
	Bare soil proportion	1.35	0.16	0.00	16.83	6.33	0.92	0.00	60.00
	Vegetation height	25.0	1.1	4.2	63.8	21.8	1.0	3.2	56.2
	Management intensity	-0.11	0.03	-1.15	1.10	-0.12	0.038	-1.69	0.76
	Floristic PCA 1 st axis	0	-	-3.89	3.15	0	-	-4.60	3.25
	Floristic PCA 2 nd axis	0	-	-4.22	2.59	0	-	-2.99	3.71
Landscape factors	% grassy strips	3.0	0.1	0.8	8.2	3.7	0.2	0.5	10.3
	% woody elements	23.8	1.3	0.8	69.1	14.1	0.9	0.2	53.4
	% forest edges	0.3	0.02	0.02	1.0	0.3	0.01	0.02	0.8
	% grasslands	26.8	1.0	6.6	73.5	14.5	0.9	0.0	55.8
	% roads	1.2	0.04	0.2	2.6	1.1	0.04	0.0	3.2
	% cultures	38.9	1.4	0.8	86.3	61.9	1.5	6.0	97.3
	Landscape diversity	0.59	0.01	0.24	0.81	0.49	0.01	0.07	0.74
	Distance to the nearest grassland (m)	82.3	4.3	19.6	298.1	144.6	9.5	1.4	600.0
	Distance to the nearest woody habitat (m)	46.0	2.5	8.6	180.2	120.1	6.5	10.7	438.7
	Connectivity to grasslands network	7.01	1.33	4.00	1.21	7.35	2.87	0.00	3.90
	Connectivity to woods network	E-03	E-03	E-08	E-01	E-04	E-04	E+00	E-02
	1.59	4.29	0.00	4.39	1.27	4.81	0.00	6.13	
	E-03	E-04	E+00	E-02	E-04	E-05	E+00	E-03	

Appendix 1 : Pearson correlation coefficients between factors in grasslands and linear elements. In bold, significant coefficients ($p < 0.05$)

Grasslands	Floristic richness	Host-plant proportion	Humidity	pH	Nutrients	Flower abundance	Bare soil proportion	Vegetation height	Management intensity	Floristic PCA 1 st axis
Host-plant proportion	0.29									
Humidity	-0.23	-0.28								
pH	0.12	-0.03	-0.12							
Nutrients	-0.19	-0.3	0.66	-0.04						
Flower abundance	0.18	0.25	-0.15	0.02	-0.19					
Bare soil proportion	0.03	-0.01	-0.05	0.08	0.04	0.03				
Vegetation height	0.28	0.20	-0.24	-0.03	-0.27	0.03	-0.13			
Management intensity	-0.48	-0.24	0.37	-0.16	0.35	-0.04	-0.17	-0.41		
Floristic PCA 1 st axis	0.36	0.45	-0.65	0.16	-0.65	0.13	0.03	0.30	-0.55	
Floristic PCA 2 nd axis	-0.40	-0.17	-0.06	-0.26	-0.05	-0.01	-0.26	-0.08	0.50	0.00
Linear elements	Floristic richness	Host-plant proportion	Humidity	pH	Nutrients	Flower abundance	Bare soil proportion	Vegetation height	Management intensity	Floristic PCA 1 st axis
Host-plant proportion	-0.16									
Humidity	-0.34	-0.10								
pH	-0.07	0.06	0.2							
Nutrients	-0.25	-0.23	0.28	-0.14						
Flower abundance	0.08	0.34	-0.22	0.00	-0.14					
Bare soil proportion	-0.20	0.22	0.13	-0.07	0.22	-0.07				
Vegetation height	0.06	-0.21	0.01	0.15	-0.27	-0.15	-0.39			
Management intensity	-0.44	0.19	0.2	0.00	0.5	0.19	0.15	-0.46		
Floristic PCA 1 st axis	0.27	-0.32	-0.07	0.21	-0.39	-0.30	-0.23	0.61	-0.78	
Floristic PCA 2 nd axis	0.52	-0.36	-0.47	-0.35	0.16	-0.01	-0.14	-0.06	-0.18	0.00

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires

Grasslands	% grassy strips	% woody habitats	% forest edges	% grasslands	% roads	% cultures	Landscape diversity	Distance to the nearest grassland (m)	Distance to the nearest wood (m)	Connectivity to grasslands network
% woody habitats	-0.27									
% forest edges	-0.22	0.01								
% grasslands	-0.21	-0.2	-0.23							
% roads	0.27	-0.16	-0.01	0.18						
% cultures	0.31	-0.67	0.14	-0.52	-0.13					
Landscape diversity	0.32	0.05	0.23	0	0.41	-0.25				
Distance to the nearest grassland (m)	-0.08	-0.01	-0.18	-0.22	-0.26	0.25	0.35			
Distance to the nearest wood (m)	0.2	-0.36	-0.22	-0.1	-0.13	0.38	0.18	0.16		
Connectivity to grasslands network	-0.04	-0.06	0	-0.06	0.03	0.06	-0.02	-0.02	0	
Connectivity to woods network	-0.11	0.24	0.05	-0.07	0.11	-0.12	0	0	-0.2	-0.01
Linear elements	% grassy strips	% woody habitats	% forest edges	% grasslands	% roads	% cultures	Landscape diversity	Distance to the nearest grassland (m)	Distance to the nearest wood (m)	Connectivity to grasslands network
% woody habitats	-0.12									
% forest edges	-0.33	0.4								
% grasslands	-0.16	0.09	0.03							
% roads	0.32	0.14	0.06	0.03						
% cultures	0.1	-0.7	-0.29	-0.71	-0.19					
Landscape diversity	0.24	0.5	0.27	0.52	0.39	-0.79				
Distance to the nearest grassland (m)	-0.17	-0.17	-0.2	-0.55	-0.19	0.54	0.64			
Distance to the nearest wood (m)	0.06	-0.33	-0.39	-0.3	-0.08	0.44	0.42	0.47		
Connectivity to grasslands network	-0.05	0.19	0.1	0.11	0.39	-0.2	-0.17	-0.14	-0.11	
Connectivity to woods network	0	0.26	0.03	0.11	0.13	-0.27	-0.25	-0.08	-0.16	0.13

Appendix 2 : Pearson correlation coefficients between butterfly traits. Significant coefficients are presented in bold ($P < 0.05$).

	Mobility	Eggs number	Ovigeny Index	Larval growth	Polyphagic class	SSI
Eggs number	0.70					
Ovogeny index	-0.25	-0.11				
Larval growth	-0.52	-0.28	0.15			
Polyphagic class	0.15	0.02	0.05	0.05		
SSI	-0.38	-0.30	0.05	0.22	-0.19	
Grassland specialization	-0.26	-0.07	0.24	0.23	-0.04	0.21

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans les prairies et les éléments linéaires

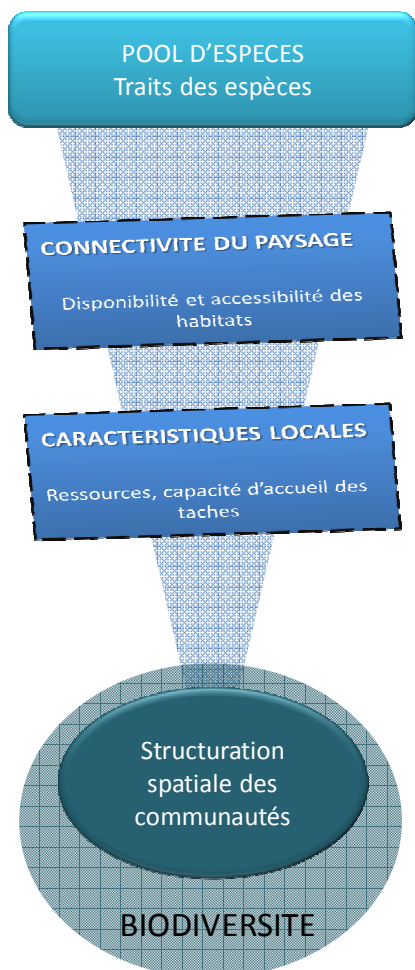
Appendix 3 : Butterfly species occurrence and abundance in grasslands (n=144) and in linear elements (n=142).

Species	Code	% occurrence in grasslands	Abundance in grassland	% occurrence in linear elements	Abundance in linear elements
<i>Aglaia urticae</i>	AURTI	12	26	15	29
<i>Anthocharis cardamines</i>	ACARD	0	0	1	1
<i>Aporia crataegi</i>	ACRAT	2	4	0	0
<i>Araschnia levana</i>	ALEVA	0	0	1	1
<i>Argynnis aglaja</i>	AAGLA	0	0	1	3
<i>Argynnis paphia</i>	APAPH	3	7	1	2
<i>Aricia agestis</i>	AAGES	24	56	44	125
<i>Brenthis daphne</i>	BDAPH	1	1	0	0
<i>Brenthis hecate</i>	BHECA	1	2	0	0
<i>Brintesia circe</i>	BCIRC	6	9	4	5
<i>Callophrys rubi</i>	CRUBI	1	2	1	2
<i>Carcharodus alceae</i>	CALCE	3	6	4	5
<i>Celastrina argiolus</i>	CARGI	3	8	2	4
<i>Clossiana dia</i>	CDIA	7	11	2	3
<i>Coenonympha arcania</i>	CARCA	3	9	1	1
<i>Coenonympha pamphilus</i>	CPAMP	59	255	29	69
<i>Colias crocea</i>	CCROC	6	14	20	39
<i>Cupido minimus</i>	CMINI	3	5	0	0
<i>Cyaniris semiargus</i>	CSEMI	14	49	2	4
<i>Erynnis tages</i>	ETAGE	24	63	3	4
<i>Euchloe simplonia</i>	ESIMP	0	0	1	1
<i>Euphydryas aurinia</i>	EAURI	1	1	1	2
<i>Everes alcetas</i>	EALCE	6	10	1	1
<i>Everes argiades</i>	EARGI	13	23	5	9
<i>Glaucopsyche alexis</i>	GALEX	2	3	1	1
<i>Gonepteryx cleopatra</i>	GCLEO	0	0	1	1
<i>Gonepteryx rhamni</i>	GRHAM	3	8	0	0
<i>Heteropterus morpheus</i>	HMORP	1	1	0	0
<i>Inachis io</i>	IIO	6	10	8	12
<i>Iphiclides podalirius</i>	IPODA	4	7	4	5
<i>Issoria lathonia</i>	ILATH	3	5	4	6
<i>Lasiommata megera</i>	LMEGE	10	18	18	28
<i>Leptidea sinapis</i>	LSINA	8	21	3	4
<i>Lycaena dispar</i>	LDISP	3	5	1	1
<i>Lycaena phlaeas</i>	LPHLA	3	7	6	13
<i>Lycaena tityrus</i>	LTITY	15	35	5	8
<i>Lysandra bellargus</i>	LBELL	3	6	1	2
<i>Lysandra coridon</i>	LCORI	0	0	1	9
<i>Maculinea arion</i>	MARIO	2	8	0	0
<i>Maniola jurtina</i>	MJURT	94	1324	73	304
<i>Melanargia galathea</i>	MGALA	65	981	56	369

Annexe A : Les caractéristiques locales et paysagères structurent les communautés de papillons dans
les prairies et les éléments linéaires

Species	Code	% occurrence in grasslands	Abundance in grassland	% occurrence in linear elements	Abundance in linear elements
<i>Melitaea cinxia</i>	MCINX	22	57	10	19
<i>Melitaea didyma</i>	MDIDY	14	34	3	4
<i>Melitaea parthenoides</i>	MPART	17	50	1	1
<i>Melitaea phoebe</i>	MPHOE	24	63	9	17
<i>Mellicta athalia</i>	MATHA	11	22	0	0
<i>Mellicta dejone</i>	MDEJO	3	4	0	0
<i>Minois dryas</i>	MDRYA	1	1	0	0
<i>Neozephyrus quercus</i>	NQUER	1	2	0	0
<i>Nymphalis polychloros</i>	NPOLY	1	1	0	0
<i>Ochlodes venatus</i>	OVENA	10	20	4	10
<i>Papilio machaon</i>	PMACH	6	9	4	5
<i>Pararge aegeria</i>	PAEGE	6	10	11	20
<i>Pieris brassicae</i>	PBRAS	33	77	43	124
<i>Pieris napi</i>	PNAPI	10	20	8	14
<i>Pieris rapae</i>	PRAPA	29	89	39	212
<i>Plebejus argus</i>	PARGU	2	6	0	0
<i>Plebejus argyrognomon</i>	PARGY	0	0	2	3
<i>Plebejus idas</i>	PIDAS	1	1	0	0
<i>Polygonia c-album</i>	PCALB	4	7	1	1
<i>Polyommatus escheri</i>	PESCH	1	1	1	1
<i>Polyommatus icarus</i>	PICAR	67	332	46	147
<i>Pyrgus armoricanus</i>	PARMO	1	1	0	0
<i>Pyrgus cirsii</i>	PCIRS	0	0	1	1
<i>Pyrgus malvae</i>	PMALV	17	28	6	12
<i>Pyronia tithonus</i>	PTITH	46	309	37	223
<i>Spialia sertorius</i>	SSERT	1	1	1	2
<i>Thecla betulae</i>	TBETU	1	1	0	0
<i>Thymelicus acteon</i>	TACTE	5	14	13	52
<i>Thymelicus lineola</i>	TLINE	22	84	25	120
<i>Thymelicus sylvestris</i>	TSYLV	5	9	5	12
<i>Vanessa atalanta</i>	VATAL	6	9	7	11
<i>Vanessa cardui</i>	VCARD	3	4	4	7
<i>Zygaena filipendulae</i>	ZFILI	10	26	4	13
<i>Zygaena lonicerae</i>	ZLONI	5	26	1	2
<i>Zygaena loti</i>	ZLOTI	1	1	1	4
<i>Zygaena osterodensis</i>	ZOSTE	1	1	0	0
<i>Zygaena trifolii</i>	ZTRIF	28	176	4	6

Annexe B : Les assemblages de papillons dans les jardins sont déterminés par la mobilité et les préférences d'habitat des espèces



Contrairement aux autres articles présentés dans cette thèse, ce travail, qui s'inscrit dans le projet Levana, est basé sur un jeu de données acquis dans le cadre du suivi participatif de « l'Observatoire des Papillons de Jardin » coordonné par le Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. Les jardins privés participent pour une large part aux espaces verts des zones urbaines et péri-urbaines et peuvent constituer des habitats favorables à la biodiversité

L'objectif de cet article est de comprendre l'influence du paysage sur les cortèges de papillons dans des contextes fortement anthropisés et dans des milieux rarement échantillonnés par les chercheurs.

A partir des données de 920 jardins issues de sciences participatives, les effets des caractéristiques des jardins et du paysage environnant (trois échelles spatiales) ont été testés. Comme les variables locales et paysagères étaient très fortement corrélées, ces informations ont été synthétisées grâce à une Analyse en Composantes Principales et les positions de chaque jardin sur les deux premiers axes ont été utilisées comme variables explicatives. En regroupant les espèces selon leurs traits, nous avons également étudié comment la capacité de dispersion et la spécialisation à l'habitat peuvent influencer la réponse des espèces à leur environnement.

Les résultats montrent que l'urbanisation a un effet négatif sur la richesse spécifique totale et l'abondance de chaque groupe. Cet effet est principalement lié à une qualité d'habitat plus faible localement et à une quantité de milieux favorables qui décroît lorsque que le degré d'urbanisation augmente. Cependant, la magnitude de l'effet dépend des traits espèces : elle augmente avec la spécialisation et sédentarité des papillons. L'échelle spatiale pour laquelle le paysage explique le plus de variance varie également selon le preferendum d'habitat des espèces.

Cet article montre que même des milieux fortement modifiés par l'homme comme les jardins jouent un rôle dans la conservation de la biodiversité en ville et que des mesures concrètes de gestion peuvent être adoptées pour améliorer la « naturalité » du jardin et ainsi son potentiel d'accueil pour les papillons.

Article soumis le 6 juillet 2015 à *Landscape Ecology*, accepté pour publication le 6 octobre, sous presse.

BUTTERFLY ASSEMBLAGES IN RESIDENTIAL GARDENS ARE DRIVEN BY SPECIES' HABITAT PREFERENCE AND MOBILITY

Théophile Olivier^{1*}, Reto Schmucki^{2,3}, Benoit Fontaine¹, Anne Villemey⁴, Frédéric Archaux⁴

1: Centre d'Ecologie et de Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

2: Centre d'Ecologie et de Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

3: Centre de Synthèse et d'Analyse sur la Biodiversité (CESAB), Aix-en-Provence, 13857, France

4: Institut de Recherche en Sciences et Technologie pour l'Environnement et l'Agriculture (IRSTEA), Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

* Corresponding author.

Abstract

Context: Understanding the factors contributing to maintaining biodiversity is crucial to mitigate the impact of anthropogenic disturbances. Representing large proportions of green area located in highly modified landscapes, residential gardens can contribute to maintain networks of suitable habitats.

Objectives: In this study, we investigated the impact of the landscape context on butterfly communities in residential gardens, taking into account garden characteristics, land use types and presence of linear features in the surrounding landscape. We also examined how species traits affected butterflies' response to variation in landscape context.

Methods: We performed a cross-scale study, using data from a citizen science program documenting butterfly species composition and abundance in 920 private gardens across France. We computed the quality of the garden, and at three scales, the area covered by each land-use types and the length of linear elements in the surrounding landscape. Species were grouped according to their habitat preference and known mobility.

Results: Urbanization negatively affected total species richness, as well as the abundance of butterfly in each group. This was mainly related to declining habitat quality and reduced area of suitable habitat in the surrounding landscape. The magnitude of this effect, however, was negatively correlated with mobility, a trait related to habitat preference. The spatial scale at which landscape context best explained variation in butterfly abundance changed with species' habitat preference.

Conclusions: This study highlights the importance of preserving high quality habitats in altered landscapes and considering species' mobility and habitat preference when assessing the impact of landscapes on butterfly communities.

Keywords: Citizen science, communities, connectivity, dispersal, habitat quality, landscape, land use, Lepidoptera, urbanization.

Introduction

Loss and alteration of natural habitats induced by land-use changes is one of the most important threats to terrestrial biodiversity (Sala et al. 2000; Rands et al. 2010; Pimm et al. 2014). While current distribution of protected areas is biased toward regions with low human pressure (Joppa and Pfaff 2009), understanding the importance of maintaining networks of suitable habitats (*e.g.* green veining) in human dominated landscapes has become a central theme in ecology and conservation planning (Margules and Pressey 2000; Ekroos et al. 2014). By shaping composition and configuration of natural and semi-natural habitats, human activities have a profound impact on extinction, colonization processes and species diversity. A large body of work has documented the effects of habitat loss on population persistence and diversity of plants (Dupré and Ehrlén 2002; Petit et al. 2004), mammals (Frey-Ehrenbold et al. 2013), birds (Watson et al. 2005) and insects (Hopfenmüller et al. 2014). In Europe, butterflies have strongly declined over the last decades, showing their sensitivity to global change (Van Swaay et al. 2013).

Among land-use changes, urbanization and intensive farming have been repeatedly identified to be the most detrimental to butterflies (Ekroos et al. 2010). Nevertheless, some human activities may also create new habitats that can contribute to maintain wildlife by providing refuges and resources in highly modified landscapes (Wood and Pullin 2002; Carrier and Beebee 2003; McFrederick and LeBuhn 2006; Loram et al. 2007; Öckinger et al. 2009). This is the case of residential gardens that often represent a substantial proportion of the vegetated area in otherwise sealed urban areas. Public and private gardens can provide larval host-plants and contribute to maintain continuous nectar resources throughout the season (Gaston et al. 2005; Matteson and Langellotto 2010). In France, half the population owns a garden which represents more than 1 300 000 hectares (Agreste, 2014). Yet, because access to residential gardens is generally restricted, few studies have examined the contribution of such gardens to butterfly conservation. Identifying and understanding the factors that contribute to maintaining insect diversity in these highly modified environments is crucial as these landscape features might mitigate the adverse effect of human activities on biodiversity in highly anthropogenized landscapes. Butterfly diversity has been found to be favoured by diversity of native plants in anthropogenic environments (Burghardt et al. 2009) and depends on management practices in private gardens (Muratet and Fontaine 2015). In contrast with local resources, site area and patch isolation seem to have a more limited influence on butterflies (Thomas et al. 2001; Pöyry et al. 2009).

Structure and composition of butterfly communities mainly depend on the amount of habitat in surroundings (Krauss et al. 2003a; Krauss et al. 2003b; Bergman et al. 2004; Flick et al. 2012) and, to a lesser extent, on habitat fragmentation and landscape features facilitating or limiting species dispersal (Bergman et al. 2004; Flick et al. 2012). Compared to local features, however, the importance of garden surroundings is unclear and it has been argued that butterfly populations in gardens can be either well or poorly connected to the wider countryside populations (Bergerot et al. 2011; Lizée et al. 2012). One explanation for these equivocal results lies in the complexity of the effect of landscape context on meta-community dynamics and butterfly dispersal. Linear features such as hedges and road verges can also play a role either as habitats or corridors connecting gardens to semi-natural habitats (Munguira and Thomas 1992; Ries et al. 2001; Saarinen et al. 2005), even if the positive effect of road verges can be hindered by mortality due to high traffic volume on highways and roads (Skórka et al. 2013). The combined effect of local and regional attributes on butterfly diversity stresses the importance of considering multiple scales when investigating the impact of landscape change on local species assemblages.

Here we perform a multi-scale study to assess the combined impact of garden quality and landscape structure on composition and abundance of butterfly communities in 920 private gardens distributed across France and four biogeographic regions (Figure 51). We considered groups of species based on habitat preference and mobility, two traits that have been shown to influence species response to their environment (Bergman et al. 2004; Kuussaari et al. 2007). More specifically, we investigated the effect on butterfly abundance and richness of (a) garden area and resource availability and (b) amount of semi-natural habitats and urbanized area in the surrounding landscape. We expected abundance of butterflies and total species richness to increase primarily with habitat quality and, to a lesser extent, with the area of habitats and the availability of corridors in the surrounding landscape, especially the area of semi-natural habitats and the length of road verges. We also hypothesized that habitat specialists and low-dispersing butterflies would be more sensitive to local and landscape features than habitat generalists and high-dispersing species.

Material and methods

Butterfly Data

Butterfly data were obtained through a nationwide butterfly monitoring scheme in private gardens called "Observatoire des Papillons des Jardins" (OPJ, obj.mnhn.fr). This citizen science program was initiated in 2006 by Vigie Nature at the French National Museum of Natural History (<http://vigienature.mnhn.fr/>) to gather butterfly counts in private gardens and backyards. Analyses were conducted on a total of 920 gardens distributed across France and surveyed at least once since March 2006 (Figure 51).

The OPJ monitoring scheme protocol is based on the identification and count of butterflies from a closed list of 9 species and 19 species groups (morphospecies, see Tableau 15). All studied species/morphospecies are widespread across France and equally likely to be found in any region. Between March 1st and October 31th, volunteers report online the maximum number of individuals of each species/morphospecies seen simultaneously in the garden over the month, as well as their monitoring frequency for that month (daily, weekly, monthly). To reduce heterogeneity in count data due to variation between species and species-groups detectability, monthly abundances above 10 (0.4% of all data) were truncated to a maximum count of 10 (Julliard et al. 2006). In our analyses, we removed *Macroglossum stellatarum* (the only Heterocera in the closed list) and four species (*Aporia crataegi*, *Cacyreus marshalli*, *Callophrys rubi* and *Brintesia circe*) for which phenological comparison with (expert) atlas data indicated frequent species misidentifications in the OPJ dataset (results not shown). Although identification errors may still persist in the remaining dataset, we are confident that by grouping species according to two ecological traits (habitat preference and mobility), our analyses were robust to bias related to potential misidentification as confounded species generally share the same traits.

For a given garden, month and year, we calculated the cumulative (maximum) abundance of all species for each of the six butterfly groups considered (three habitat specialization classes, three classes of mobility). As the group of small blue lycaenids included common species preferring either forest edges (e.g. *Celastrina argiolus*) or grasslands (e.g. *Polyommatus icarus*), its abundance was used to calculate both the abundance of forest and grassland species. As a proxy of species richness, we used the total number of species/morphospecies seen in each garden at each month of observation. Habitat preference (semi-natural grasslands, field margins or forest edges) was based on the classification provided by Kuussaari et al. (2007), and their mobility (high, medium, low) on the Mean Dispersal Distance (MDD) provided in Stevens et al. (2013). Based on species' MDD, we defined three levels of mobility, where low mobility species have a MDD lower than 200m, medium mobility between 200 and 500m, and high mobility above 500m.

Annexe B : Les assemblages de papillons dans les jardins sont déterminés par la mobilité et les préférences d'habitat des espèces

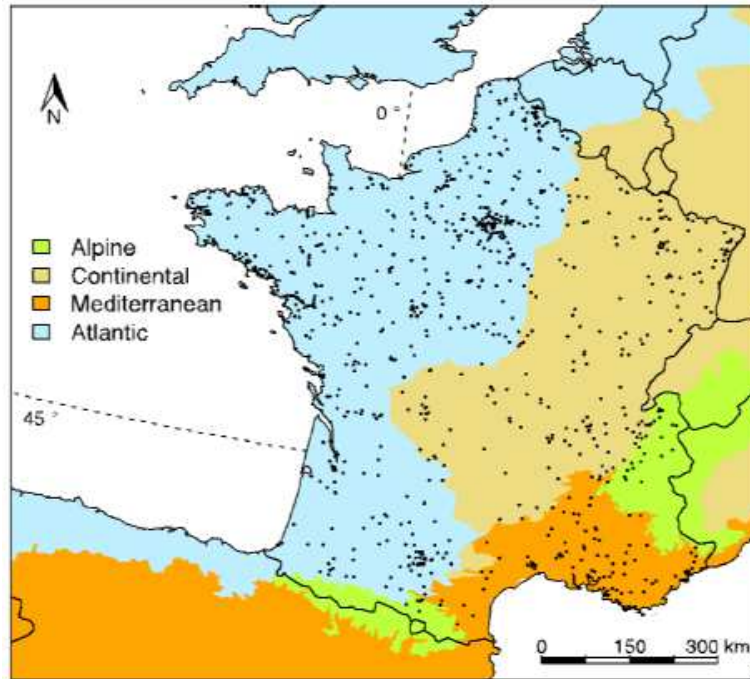


Figure 51: Location of the gardens under study and biogeographic regions.

Tableau 15: List of species and groups of species with their corresponding habitat preference, mobility and frequency in the data set. Habitat preference is defined by: F = forest-edge, G = grasslands, M = field-margin; and mobility by: L = low, M = medium and H = high. In parentheses, dominant species (in italics) or species group name.

FAMILY	SPECIES / GROUP SPECIES	HABITAT PREFERENCE	MOBILITY	FREQUENCY
<i>Hesperiidae</i>	<i>Pyrgus</i> spp., <i>Erynnis tages</i> , <i>Carcharodus</i> spp., ... (grey skippers)	G	L	0,04
	<i>Thymelicus</i> spp., <i>Ochlodes venatus</i> , <i>Hesperia comma</i> (orange skippers)	G	L	0,06
<i>Papilionidae</i>	<i>Iphiclides podalirius</i>	F	M	0,16
	<i>Papilio machaon</i>	F	H	0,15
<i>Pieridae</i>	<i>Pieris</i> spp., <i>Euchloe</i> spp., ... (large whites)	M	H	0,79
	<i>Anthocharis cardamines</i>	F	M	0,14
	<i>Colias croceus</i>	G	M	0,09
	<i>Gonepteryx rhamni</i>	F	H	0,31
<i>Lycaenidae</i>	<i>Lycaena phlaeas</i>	G	L	0,10
	<i>Polyommatus</i> spp., <i>Celastrina argiolus</i> , ... (small blues)	F / G	M	0,33
<i>Nymphalidae</i>	<i>Pararge aegeria</i>	F	L	0,39
	<i>Lasiommata megera</i> , <i>L. maera</i>	G	M	0,15
	<i>Coenonympha</i> spp. (<i>C. pamphilus</i>)	G	L	0,14
	<i>Pyronia</i> spp. (<i>Pyronia tithonus</i>)	F	L	0,13
	<i>Maniola jurtina</i>	G	L	0,22
	<i>Melanargia galathea</i>	G	L	0,09
	<i>Argynnis</i> spp. (<i>A. paphia</i>)	F	M	0,10
	<i>Limnitis camilla</i> , <i>L. reducta</i>	F	M	0,06
	<i>Aglais urticae</i>	M	H	0,15
	<i>Inachis io</i>	M	H	0,36
	<i>Vanessa atalanta</i>	M	H	0,40
	<i>Vanessa cardui</i>	M	H	0,17
	<i>Polygonia c-album</i>	F	H	0,20

Garden characteristics

For each garden, volunteers provided information about the garden area (0, 20, 100, 200, 400, 600, 800, 1 000, 1 500, 2 000, 2 500, 3 000, 4 000, 5 000 and 6 000 m) and the presence of specific garden elements (lawn, pavement, pond for instance) as well as a list of plants species known to positively influence butterflies as either nectar resources or larval host plants. Based on these local variables, we calculated an index of garden naturalness and an index quantifying the potential nectar offer. The index of garden naturalness, determined by the presence of ivy, nettle, bramble and fallow land, was calculated as the total number of these elements found in the garden. Garden nectar offer was estimated from the attractiveness coefficient of flowers for butterflies (Bergerot et al. 2010), using the sum of the coefficients of all the flowers listed in Appendix (table 1) and present in the garden.

Landscape structure and composition

To quantify the structure and the composition of the landscape surrounding each garden, we collected informations from digitized land cover maps from the BD-Topo® (French National Geographical Institute, 2013) [<http://professionnels.ign.fr/bdtopo>] and the RPG (Registre Parcellaire Graphique 2011, produced by Agence de Service et Paiement in compliance with the European Common Agricultural Policy legislation). Specifically, we computed the total area of grasslands, croplands and woodlands within buffers of 100, 500 and 2 000m radii around the center of each garden. Urbanization was calculated from the soil sealing raster file (pixels of 20 x 20m) available from the European Agency for Environment (2010). Soil sealing value was contained between 0 and 100, corresponding to the percentage of impervious area in the pixel. An index of urbanization was then calculated as the total urbanized area in the buffer considering all pixels with impervious area percentage above 0. Because different linear features may have contrasted effect on butterflies, we distinguished *a priori* favorable (trails, roads) from *a priori* unfavorable elements (highways) and calculated their respective cumulative length in the different radii. We excluded from the calculation (1) roads in urban areas because they rarely have vegetated verges and therefore play limited role for butterflies, and (2) trails and roads in forests because their impact on butterflies is highly dependent on canopy openness, a feature that could not be estimated with available GIS layers.

Climatic data

As our study encompassed large bioclimatic gradients and because butterflies species distributions are known to be strongly dependent on climatic conditions (Menendez et al. 2007; Schweiger et al. 2014), we extracted elevation (m), annual precipitation (mm), and minimal temperature (°C) of the coldest month from the WorldClim database (Hijmans et al. 2005).

Statistical analyses

Because garden and landscape variables were highly correlated, we applied a Principal Components Analysis (PCA) on the standardized variables to synthesize the information in reduced orthogonal dimensions for each buffer size. From the PCA, we retained the first two principal components (representing respectively 55%, 49% and 48% of the variance for 100, 500 and 2,000m scales, Tableau 16).

We modeled butterfly abundance and species richness with generalized linear mixed models (GLMM), using a Poisson distribution for the error term. In our models, we included “garden” as a random effect, and fixed effects were: the positions of the gardens on the two axes of the PCA, an interaction term between latitude and longitude to account for potential spatial gradient in the

butterfly abundance data, an interaction term between the month and the year of the observation to account for seasonal and yearly variations in abundance, a quadratic effect of garden elevation to account for potential hump-shaped relationship (Wagner et al. 2013) and the monthly monitoring frequency to account for sampling effort. The full model fitting butterfly abundance or species richness (X_{iym}) in garden i for year y and month m was defined by:

$$X_{iym} = \alpha_i + \beta_1(lat_i * long_i) + \beta_2(y * m) + \beta_3vf_{ym} + \beta_4rf_i + \beta_5t_i + \beta_6elev_i + \beta_7elev_i^2 + \beta_8PCA1_i + \beta_9PCA2_i$$

Where α is the intercept, β the coefficients of each explanatory variables, lat = latitude, $long$ = longitude, y = year, m = month, vf = visit frequency, rf = rainfall, t = temperature, $elev$ = elevation and $PCA1$ and $PCA2$ the two axes of the PCA.

We determined the best model for each response variable by sequentially deleting explanatory variables from the complete model, starting with interactions and the least significant terms. To ease interpretation and comparison across scales, values of continuous variables (latitude, longitude, $PCA1$ and $PCA2$) were standardized and centered before model selection (Schielzeth 2010). We applied this model selection procedure for each spatial scale. All statistical analyses were computed with the software "R software 3.0.1." (R Core Team 2013) and the package « lme4 » (Bates et al. 2013).

Results

The total dataset comprised 220,133 individual butterflies recorded during 20,640 observation events, in the 920 gardens. The number of species recorded per garden and per month ranged from 0 to 23 and the number of individuals from 0 to 184. Mobility was correlated with habitat preference ($\chi^2=17.4$, $df = 4$, p -value = 0.002): grassland species were generally characterized by low mobility, while field margin species showed high mobility and forest edge species medium mobility (Appendix, table 2). Analyses were done for both habitat specialization and mobility, but to avoid redundancy, we only show the results for habitat specialization.

Spatial scales

After AIC-based model selection, six models were retained to explain how butterfly abundance and species richness relate to landscape and local variables measured at three different scales:

M1: $lat + y*m + vf + PCA1 + PCA2$,

M2: $lat + y*m + vf + rf + PCA1 + PCA2$,

M3: $lat + y*m + vf + rf + PCA1$,

M4: $lat + y*m + vf + t + PCA1 + PCA2$,

M5: $lat + y*m + vf + t + PCA1$,

M6: $lat + y*m + vf + elev + PCA1 + PCA2$.

AIC comparison showed that the set of variables included in the best models was relatively consistent across scales, but that the spatial extent (i.e. buffer size) at which the effect of landscape structure on abundance was strongest varied between butterfly groups (Tableau 16). For the abundance of grassland species, the best fit was obtained within 100m radius. This contrasted with field margin species for which the best fit was observed for 2 000m buffers. For forest-edge species, we found no clear difference between buffers of 100 and 2 000m radii. For species richness, landscape structure measured within 100m buffers had lower explanatory power compared to measures extracted from

Annexe B : Les assemblages de papillons dans les jardins sont déterminés par la mobilité et les préférences d'habitat des espèces

larger buffers. Nevertheless, we could not identify an optimal radius as model fits were relatively equivalent between buffers of 500 and 2 000m radius.

Tableau 16: Best model for three scales (100, 500 and 2,000 m) with delta AIC calculated against the minimum adequate model observed for abundance in each of three groups of butterfly given their habitat preference, and for the total species richness.

Species	Scale (m)	Best model	ΔAIC
Field margin species abundance	100	M1	366
	500	M2	11
	2 000	M3	0
Grassland species abundance	100	M3	0
	500	M2	12
	2 000	M4	20
Forest-edge species abundance	100	M4	0
	500	M5	4
	2 000	M6	1
Species richness (all groups)	100	M2	22
	500	M2	1
	2 000	M6	0

Local and landscape variables

Gardens were distributed along two main environmental gradients. The first PCA axis represented a gradient of urbanization where high-quality gardens were associated to rural landscapes and low-quality gardens to urbanized areas. The second axis represented a gradient opposing landscapes characterized by large proportion of forested areas to landscapes having large areas of cropland. Linear features were either not important or strongly confounded with cropland (100m) or forested areas (500m and 2 000m).

There was a strong negative effect of the urban gradient on grassland, forest edge and -to a lesser extent- field-margin species and species richness (Tableau 18 and Figure 52). Increases in cropland area had a negative effect on the abundance of forest-edge species, but not the others. The effect of cropland area on species richness changed across scales, the effect being positive at the 500 m scale and negative at the 2 000 m scale.

Tableau 17: Contributions of explanatory variables to the two first components of the PCA computed for 100, 500 and 2,000 meters buffers.

	100 meters		500 meters		2000 meters	
	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2	PC 1	PC 2
Natural degree	-0.70	0.02	-0.74	0.30	-0.77	-0.23
Nectar offer	-0.58	0.04	-0.65	0.30	-0.68	-0.28
Garden area	-0.74	-0.11	-0.71	0.14	-0.70	-0.25
Grassland area	-0.32	0.58	-0.25	0.17	-0.37	-0.02
Wood area	-0.50	-0.60	-0.51	-0.70	-0.38	-0.77
Crops area	-0.30	0.64	-0.14	0.63	-0.07	0.82
Urban index	0.70	0.04	0.51	0.24	0.53	-0.20
Trails/roads length	-0.22	-0.40	-0.24	-0.59	0.15	0.42
Highways length	-0.37	0.21	-0.21	-0.14	-0.04	-0.26

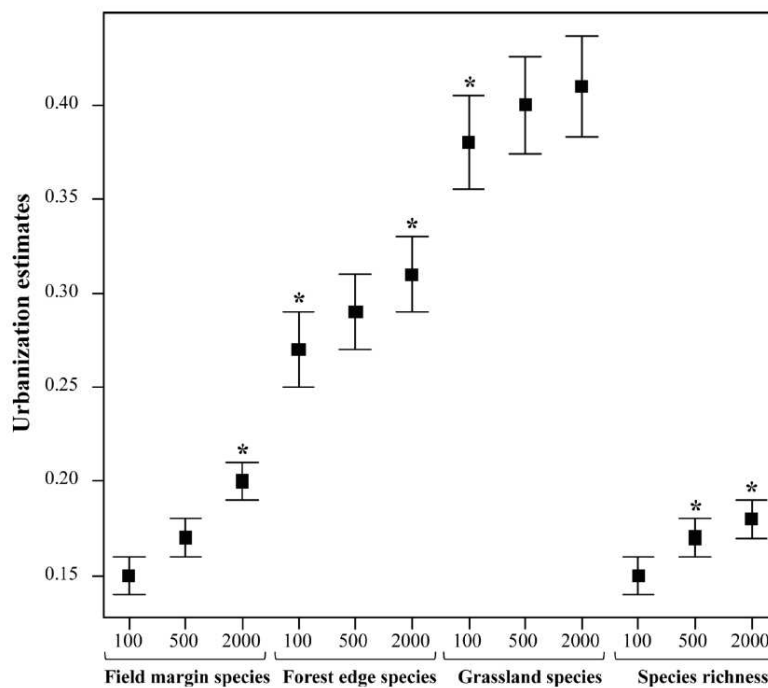


Figure 52: Estimates of the urban gradient impact on the abundance of the species groups regarding their habitat preference and on the species richness at the three spatial scales (100 m, 500 m and 2 000 m).
*: selected models.

Annexe B : Les assemblages de papillons dans les jardins sont déterminés par la mobilité et les préférences d'habitat des espèces

Tableau 18: Effect [estimate (standard error)] of urban and agricultural gradients, latitude, elevation and climatic variables on the abundance of butterfly and total species richness estimated from the best models. Spatial scale selected for each response variable is indicated in brackets in column headings, with the marginal R² corresponding to the model.

	Abundance of field margin species	Abundance of forest-edge species	Abundance of forest-edge species	Abundance of grassland species	Species richness	Species richness
Spatial scale	2000 m	100 m	2000 m	100 m	500 m	2000 m
Urban gradient (PCA1)	-0.20 (0.015) ***	-0.27 (0.02) ***	-0.31 (0.02) ***	-0.38 (0.025) ***	-0.17 (0.01) ***	-0.18 (0.01) ***
Agricultural gradient (PCA2)	NS	-0.10 (0.02) ***	-0.13 (0.02) ***	NS	0.03 (0.01) *	-0.03 (0.01) *
Latitude	0.07 (0.02) ***	-0.19 (0.03) ***	-0.20 (0.03) ***	-0.30 (0.04) ***	-0.09 (0.02) ***	-0.09 (0.02) ***
Altitude	NS	NS	-0.001 (0.0001) ***	NS	NS	NS
Tmin	NS	0.005 (0.002) **	NS	NS	NS	NS
Rainfall	NS	NS	NS	0.001 (0.0003) *	NS	NS
R ²	0.43	0.4	0.39	0.57	0.38	0.37

*: > 0.01. **: > 0.001. ***: < 0.001. NS: Not selected or non-significant

Discussion

Our results provides clear evidence of the influence of the surrounding landscape on butterfly species assemblages in private gardens, highlighting the negative impact of urbanization on garden butterflies, but also showing that the magnitude of this effect varies with species' habitat preference and mobility. By contrast, the response of the butterfly species assemblages to the composition of the non-urban matrix was less systematic.

As expected, the spatial scale at which landscape factors affected butterflies abundance varied between species groups and was mainly related to species' habitat preference and mobility. Nevertheless, we could not distinguish and measure the relative effect of habitat preference and dispersal capacity as these two factors were highly correlated, habitat generalists and specialists showing respectively high and low mobility. Mobility in butterflies is often shown to be associated with other life-history traits such as diet specialization, niche breadth or reproduction (Komonen et al. 2004), leading to what is known as a "dispersal syndrome" (Stevens et al. 2013). The influence of habitat on species mobility was also shown by Turlure et al. (2010) where species mobility is related to the spatial distribution of nectar plants and its overlap with larval host plants, species mobility being reduced when nectar resources are more widespread. To adequately disentangle the effect of species mobility from the influence of habitat preference, we would need to analyze a set of species that covers a wider range of mobility within each group of habitat.

Butterfly abundance was systematically depleted by urbanization, most likely due to reduced area of semi-natural habitats and lower food and host plant resources in the garden. This is consistent with other studies focusing on butterfly abundance in urban areas, showing that species richness and abundance increased with vegetated area and declined with impervious areas, proportion of built area being a better predictor of butterfly diversity than the amount of vegetated area (Lizée et al. 2012). The effect of local habitat condition such as host plant density, nectar resource, vegetation condition (i.e. naturalness in our case) and site area was also found in both urban (Di Mauro et al. 2007; Williams 2011) and semi-natural landscapes (Matter and Roland 2002). Nevertheless, the literature on the effect of habitat area in the surrounding landscape on local butterfly abundance is equivocal. While Krauss et al. (2003a) and Botham et al. (2015) demonstrated a positive relationship between habitat area and butterfly abundance, others found no correlation between butterfly abundance and habitat area (e.g. Flick et al. 2012). In our study, due to the high correlation between grassland area, garden variables and urbanized area, we were unable to partial out and identify the most important factor between local habitat quality, urbanized area and other landscape variables. In fact, these factors are likely to interact and result in an overall effect on butterfly diversity and abundance along a gradient of urbanization (Di Mauro et al. 2007).

Here we showed that the strength of the effect of urban gradient varied across species groups. Thus, grassland (i.e. poorly mobile) species were more impacted than forest-edge species (i.e. moderately mobile) and field margin species (i.e. highly mobile). The spatial scales at which the models best explained species response were consistent with their dispersal capacity of each group. Grassland specialists were more influenced by the variation measured in the narrow surrounding (100m radius), whereas the response of species with high mobility (i.e. field margin species) was better explained by variation observed within the larger landscape. The trait-dependency that we observed in species responses to landscape context was also documented other habitat and landscape types (Brückmann et al. 2010; Ekroos et al. 2013; Perović et al. 2015). While highly mobile species are more prone to move between patches than low mobility species, the difference in the effect size observed between species can also, at least partly, be explained by the deferred cost of

dispersal (Stamps et al. 2005; Bonte et al. 2012). This suggests that in our study, the variation in species groups' response to the urban gradient resulted from the combined effect of the difference in garden's attractiveness and species' mobility, both being strongly determined by species life history traits. In urban environments, such constraints seem to be more detrimental for specialist species than generalists.

As expected, abundance of forest species was higher in landscape with larger proportion of forested area, suggesting that the local abundance of this butterfly group is directly impacted by the amount of habitat in the surrounding landscape. Such effect, however, was not detected for grassland and field-margin species. This was surprising, considering that previous studies have shown the positive effect of habitat area on the abundance of specialist and generalist species (Steffan-Dewenter and Tscharntke 2000; Botham et al. 2015). The negative correlation observed between garden quality and grassland area measured within a 100m buffer may partly explain the non-detection of an effect of habitat area on grassland butterflies' abundance. Also indicating the relative importance of local habitat quality for grassland species, a factor that may shade the effect of habitat area in the surrounding landscape. For field margin species, the apparent lack of effect of the habitat availability in the large surrounding (2000m surrounding) is potentially associated with their high mobility and capacity to move between more isolated patches.

In the same way as its affected butterfly abundance, the number of species was significantly lower in gardens embedded in more urbanized landscapes. Butterfly species richness is indeed known to be affected by urbanization (Di Mauro et al. 2007), as well as by nectar resources, host plants and habitat area (Steffan-Dewenter and Tscharntke 2000; Thomas et al. 2001; Pöyry et al. 2009). More surprising is the contrasting influence of the forested area on total species richness, being negative at 500m and becoming positive measured at 2,000m scale. This apparent contradiction is most likely due to the difference in the covariance pattern observed between landscape and garden variables at the two different scales. While the positive effect of woodland area on total species richness has been evidenced in other studies (Shreeve and Mason 1980; Marini et al. 2009; Brückmann et al. 2010), it would be sensible, as a complement, to also assess the effect of land-use change on richness of specific functional and ecological groups. In fact, changes in habitat area are very likely to affect species in different ways with respect to their mobility, feeding niches and reproductive rates (Öckinger et al. 2010). Because of the relatively low number of species considered in our study, we could not partition the effect of land-use change on species richness between the different groups. Nevertheless, as species richness was best explained by variables measured within buffers of 500m and 2,000m, our results suggest that variation of species richness observed in residential gardens is mainly determined by species with relatively high levels of mobility.

Conclusion

The differences in response to landscape context and local quality between species according to functional and ecological traits stress the need to systematically consider species traits in butterfly studies. Urbanization appeared to be the most important driver of community abundance and species richness in private gardens, by simultaneously decreasing the area and the quality of habitat. While being detrimental for all species groups, the strongest effect of urbanization was observed for grassland species, a group of butterflies that is characterized by limited mobility and that is known to be declining at an alarming rate in Europe (Van Swaay et al. 2013). Considering that urban areas are

continuously growing worldwide, this threat is likely to increase in the future (Prokop et al. 2011) and calls for immediate and more integrated conservation actions in urban areas.

Using data stemming from non-expert volunteers enable us to conduct one of the first large scale study on butterfly communities in private gardens. Citizen science based monitoring programs are a unique way to generate datasets that cover large spatial extent and areas where access is usually restricted. Nevertheless, such programs come with the drawback of depending on relatively simple sampling designs that restrict the hypothesis that can be tested. As a complement, further studies should adopt sampling designs that would enable to better quantify and disentangle the effect of garden quality and urbanization. Such studies would provide a real measure of the benefit of improving local habitat quality in altered landscapes and how these actions can compensate for habitat loss induced by urbanization. Our study also stresses the need to better understand the role of private gardens in ecological processes such as food resources and egg-laying spots. Comparing residential gardens to nearby semi-natural habitats in terms of butterfly communities, biotic and abiotic conditions could help to advise concrete conservation actions in gardens to maintain and potentially increase butterfly diversity and abundance in anthropogenized landscapes.

Acknowledgments

We thank all the volunteers who spend time recording insects in their gardens and uploading their observation data. We also thank Noe Conservation, which support and feedback the volunteer network and without whom this work would not have been possible. RS is acknowledging support from the FRB and EDF SA (FRB-CESAB project LOLA-BMS). Finally many thanks to Christie Le Coeur and Karine Princé for their support and help. This study was supported by the LEVANA project funded by the French Ministry of Environment (program DIVA 3, contract 12-MBGD-DIVA-5-CVS-030).

References

- Agreste (2014) La statistique, l'évaluation et la prospective agricole. Available from <http://agreste.agriculture.gouv.fr/> (accessed June 2015)
- Bates D, Maechler M, Bolker B (2013) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigen. *Journal of Statistical Software* 65:1-68.
- Bergerot B, Fontaine B, Julliard R, Baguette M (2011) Landscape variables impact the structure and composition of butterfly assemblages along an urbanization gradient. *Landscape Ecology* 26:83-94.
- Bergerot B, Fontaine B, Renard M, et al (2010) Preferences for exotic flowers do not promote urban life in butterflies. *Landscape and Urban Planning* 92:98-107.
- Bergman K-O, Askling J, Ekberg O, et al (2004) Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Ecography* 27:619-628.
- Bonte D, Van Dyck H, Bullock JM, et al (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87:290-312.
- Botham MS, Fernandez-Ploquin EC, Brereton T, et al (2015) Lepidoptera communities across an agricultural gradient: how important are habitat area and habitat diversity in supporting high diversity? *Journal of Insect Conservation* 19:403-420.
- Brückmann SV, Krauss J, Steffan-Dewenter I (2010) Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47:799-809.
- Burghardt KT, Tallamy DW, Gregory Shriver W (2009) Impact of Native Plants on Bird and Butterfly Biodiversity in Suburban Landscapes. *Conservation Biology* 23:219-224.
- Carrier J-A, Beebe TJ (2003) Recent, substantial, and unexplained declines of the common toad *Bufo bufo* in lowland England. *Biological Conservation* 111:395-399.
- Di Mauro D, Dietz T, Rockwood L (2007) Determining the effect of urbanization on generalist butterfly species diversity in butterfly gardens. *Urban Ecosystems* 10:427-439.
- Dupré C, Ehrlén J (2002) Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology* 90:796-805.
- Ekroos J, Heliölä J, Kuussaari M (2010) Homogenization of lepidopteran communities in intensively cultivated agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 47:459-467.
- Ekroos J, Olsson O, Rundlöf M, et al (2014) Optimizing agri-environment schemes for biodiversity, ecosystem services or both? *Biological Conservation* 172:65-71.

Annexe B : Les assemblages de papillons dans les jardins sont déterminés par la mobilité et les préférences d'habitat des espèces

- Ekroos J, Rundlöf M, Smith HG (2013) Trait-dependent responses of flower-visiting insects to distance to semi-natural grasslands and landscape heterogeneity. *Landscape Ecol* 28:1283–1292.
- Flick T, Feagan S, Fahrig L (2012) Effects of landscape structure on butterfly species richness and abundance in agricultural landscapes in eastern Ontario, Canada. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 156:123–133.
- Frey-Ehrenbold A, Bontadina F, Arlettaz R, Obrist MK (2013) Landscape connectivity, habitat structure and activity of bat guilds in farmland-dominated matrices. *Journal of Applied Ecology* 50:252–261.
- Gaston KJ, Smith RM, Thompson K, Warren PH (2005) Urban domestic gardens (II): experimental tests of methods for increasing biodiversity. *Biodivers Conserv* 14:395–413.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, et al (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- Hopfenmüller S, Steffan-Dewenter I, Holzschuh A (2014) Trait-Specific Responses of Wild Bee Communities to Landscape Composition, Configuration and Local Factors. *PLoS ONE*.
- Joppa LN, Pfaff A (2009) High and Far: Biases in the Location of Protected Areas. *PLoS ONE* 4:e8273.
- Julliard R, Clavel J, Devictor V, et al (2006) Spatial segregation of specialists and generalists in bird communities. *Ecology Letters* 9:1237–1244.
- Komonen A, Grapputo A, Kaitala V, et al (2004) The role of niche breadth, resource availability and range position on the life history of butterflies. *Oikos* 105:41–54.
- Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tscharnke T (2003a) How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* 30:889–900.
- Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tscharnke T (2003b) Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia* 137:591–602.
- Kuussaari M, Heliölä J, Pöry J, Saarinen K (2007) Contrasting trends of butterfly species preferring semi-natural grasslands, fields margins and forest edges in northern Europe. *Journal of Insect Conservation* 11:351–366.
- Lizée M-H, Manel S, Mauffrey J-F, et al (2012) Matrix configuration and patch isolation influences override the species–area relationship for urban butterfly communities. *Landscape Ecology* 27:159–169.
- Loram A, Tratalos J, Warren PH, Gaston KJ (2007) Urban domestic gardens (X): the extent & structure of the resource in five major cities. *Landscape Ecology* 22:601–615.
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature* 405:243–253.
- Marini L, Fontana P, Battisti A, Gaston KJ (2009) Agricultural management, vegetation traits and landscape drive orthopteran and butterfly diversity in a grassland–forest mosaic: a multi-scale approach. *Insect Conservation and Diversity* 2:213–220.
- Matter SF, Roland J (2002) An experimental examination of the effects of habitat quality on the dispersal and local abundance of the butterfly *Parnassius smintheus*. *Ecological Entomology* 27:308–316.
- Matteson KC, Langelotto GA (2010) Determinates of inner city butterfly and bee species richness. *Urban Ecosyst* 13:333–347.
- McFrederick QS, LeBuhn G (2006) Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)? *Biological Conservation* 129:372–382.
- Menendez R, Gonzalez-Megias A, Collingham Y, et al (2007) Direct and indirect effects of climate and habitat factors on butterfly diversity. *Ecological Society of America* 88:605–611.
- Munguia ML, Thomas JA (1992) Use of Road Verges by Butterfly and Bumble Populations, and the Effect of Roads on Adult Dispersal and Mortality. *Journal of Applied Ecology* 29:316–329.
- Muratet A, Fontaine B (2015) Contrasting impacts of pesticides on butterflies and bumblebees in private gardens in France. *Biological Conservation* 182:148–154.
- Öckinger E, Dannestam A, Smith HG (2009) The importance of fragmentation and habitat quality of urban grasslands for butterfly diversity. *Landscape and Urban Planning* 93:31–37.
- Öckinger E, Schweiger O, Crist TO, et al (2010) Life-history traits predict species responses to habitat area and isolation: a cross-continental synthesis. *Ecology Letters* 13:969–979.
- Perović D, Gámez-Virués S, Börschig C, et al (2015) Configurational landscape heterogeneity shapes functional community composition of grassland butterflies. *J Appl Ecol* 52:505–513.
- Petit S, Griffiths L, Smart SS, et al (2004) Effects of area and isolation of woodland patches on herbaceous plant species richness across Great Britain. *Landscape Ecol* 19:463–471.
- Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, et al (2014) The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344:1246752.
- Pöry J, Paukkunen J, Heliölä J, Kuussaari M (2009) Relative contributions of local and regional factors to species richness and total density of butterflies and moths in semi-natural grasslands. *Oecologia* 160:577–587.
- Prokop G, Jobstmann H, Schönbauer A (2011) Report on best practices for limiting soil sealing and mitigating its effects. Study contracted by the European Commission. DG Environment, Brussels, Belgium
- Rands MR, Adams WM, Bennun L, et al (2010) Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science* 329:1298–1303.
- R Core Team (2013) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Ries L, Debinski DM, Wieland ML (2001) Conservation Value of Roadside Prairie Restoration to Butterfly Communities. *Conservation Biology* 15:401–411.

Annexe B : Les assemblages de papillons dans les jardins sont déterminés par la mobilité et les préférences d'habitat des espèces

- Saarinen K, Valtonen A, Jantunen J, Saarnio S (2005) Butterflies and diurnal moths along road verges: Does road type affect diversity and abundance? *Biological Conservation* 123:403–412.
- Sala OE, Chapin FS, Iii, et al (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287:1770–1774.
- Schielzeth H (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1:103–113.
- Schweiger O, Harpke A, Wiemers M, Settele J (2014) CLIMBER: Climatic niche characteristics of the butterflies in Europe. *Zookeys* 65–84.
- Shreeve TG, Mason CF (1980) The number of butterfly species in woodlands. *Oecologia* 45:414–418.
- Skórka P, Lenda M, Moroń D, et al (2013) Factors affecting road mortality and the suitability of road verges for butterflies. *Biological Conservation* 159:148–157.
- Stamps JA, Krishnan VV, Reid ML (2005) Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecology* 86:510–518.
- Steffan-Dewenter I, Tscharntke T (2000) Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters* 3:449–456.
- Stevens VM, Trochet A, Blanchet S, et al (2013) Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evol Appl* 6:630–642.
- Thomas JA, Bourn NAD, Clarke RT, et al (2001) The quality and isolation of habitat patches both determine where butterflies persist in fragmented landscapes. *Proceedings: Biological Sciences* 268:1791–1796.
- Turlure C, Schtickzelle N, Baguette M (2010) Resource grain scales mobility and adult morphology in butterflies. *Landscape Ecology* 25:95–108.
- Van Swaay CAM, Van Strien A, Harpke A, et al (2013) The European Grassland Butterfly Indicator 1990-2011. European Environment Agency
- Watson JEM, Whittaker RJ, Freudenberger D (2005) Bird community responses to habitat fragmentation : how consistent are they across landscapes. *Journal of Biogeography* 32:1353–1370.
- Williams MR (2011) Habitat resources, remnant vegetation condition and area determine distribution patterns and abundance of butterflies and day-flying moths in a fragmented urban landscape, south-west Western Australia. *Journal of Insect Conservation* 15:37–54.
- Wood BC, Pullin AS (2002) Persistence of species in a fragmented urban landscape: the importance of dispersal ability and habitat availability for grassland butterflies. *Biodiversity and Conservation* 11:1451–1468.

Appendix 1

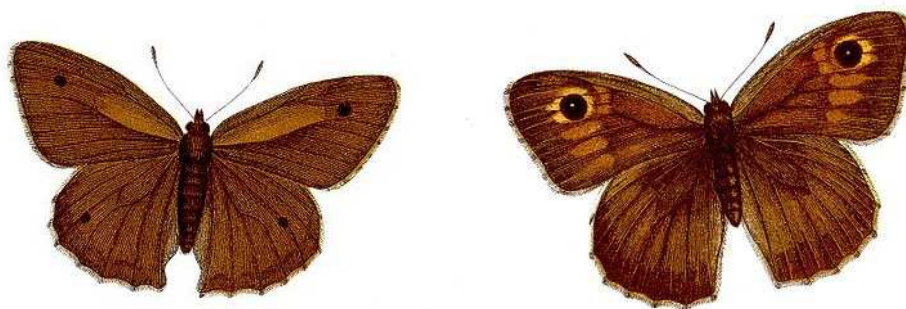
Table 1: List of nectar plants used to estimate garden nectar resources and coefficients attributed (from 1: favorable to 3: strongly favorable)

Element	Coefficient
Aromatic plants	2
Bramble	3
<i>Centaurea</i> sp.	3
Clovers	2
Ivy	3
Lavenders	3
<i>Pelargonium</i> sp.	1
<i>Valeriana</i> sp.	2

Table 2: Number of species for each combination of habitat preference and mobility level.

Mobility	Forest edge species	Field margin species	Grassland species
Low	2	0	6
Medium	5	0	3
High	3	5	0

Annexe C : Abondance du Myrtil en fonction des caractéristiques locales et paysagères



Cette annexe a pour objectif de mettre en évidence les facteurs locaux et paysagers qui affectent l'abondance des Myrtils détectés sur les transects échantillonnés. Ces informations pourront éclairer les Parties II et III : les milieux favorables au Myrtil sont-ils ceux où ils dispersent le mieux ? Les caractéristiques locales et paysagères qui favorisent l'abondance du Myrtil sont-elles aussi en faveur d'une plus grande diversité génétique de l'espèce ?

J'ai testé l'influence des caractéristiques locales (recouvrement en fleurs, richesse spécifique de la flore, hauteur de la végétation, nombre de fauches, indice d'Ellenberg moyennés : nutriment, pH et humidité) et paysagères (proportion dans 100, 250 et 500 m de forêt, prairie, routes, éléments linéaires enherbées, terres agricoles, et urbanisées, distance à la plus proche prairie et au plus proche boisement) sur l'abondance cumulée du Myrtil lors des trois passages. Pour ce faire, j'ai analysé séparément les transects en prairies et sur les éléments linéaires enherbés (jeu de données présenté en Partie I). La méthode est similaire à celle décrite en Partie I : j'ai comparé des modèles linéaires généralisés mixtes avec une loi de Poisson avec effets aléatoires emboîtés (transect emboité dans la fenêtre paysagère elle-même emboitée dans la région). Les meilleurs modèles ont été déterminés en ajoutant de manière itérative les variables explicatives au modèle nul jusqu'à ce que l'ajout des nouvelles variables ne permette pas de réduire l'AIC du modèle de deux points. Toutes les variables continues ont été centrées-réduites avant analyse et le recouvrement en fleurs a été log-transformé. Les variables corrélées (>0.7) n'ont pas été considérées ensembles dans le même modèle.

Les résultats obtenus sont les suivants :

Tableau 19 : Meilleurs modèles expliquant l'abondance des Myrtils sur les transects échantillonnés en prairies et sur les éléments linéaires. Variables retenues (locales et paysagères), pentes, erreurs standards (entre parenthèses), niveaux de significativité (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.001$), AIC, AIC du modèle nul, ajustements des effets fixes (Rm^2), et des effets fixes et aléatoires (Rc^2).**

Variable	Pente (s.e.)	p	AIC	AIC mod. nul	Rm ²	Rc ²
<u>Prairie</u>						
% Milieux agricoles dans 500 m ³⁹	-0.29 (0.08)	***	904	934	0.22	0.38
% Routes dans 250 m	-0.30 (0.08)	***				
Hauteur de la végétation	0.30 (0.09)	***				
<u>Élément linéaire</u>						
Recouvrement en fleurs	0.29 (0.08)	***	530	561	0.24	0.36
Nutriments (Ellenberg)	-0.23 (0.09)	**				
Hauteur de la végétation	0.21 (0.08)	*				
% Prairies dans 100 m	0.17 (0.07)	*				

La quantité de milieux agricoles et de routes à proximité des prairies réduit l'abondance du Myrtil, alors que le nombre d'individus détectés augmente avec la hauteur moyenne de la végétation de la prairie (Tableau 19). Sur les bords de routes et les chemins, l'abondance du Myrtil augmente avec la hauteur de la végétation, le recouvrement en fleurs et la quantité de prairies dans un rayon de 100 m, elle diminue avec l'eutrophisation du sol (nutriments, Tableau 19).

³⁹ La proportion de milieux agricoles est très fortement corrélée négativement avec la proportion de boisement : Pearson=-0.69, $p < 0.001$. La différence d'AIC est de 0.3 points entre le modèle univarié avec milieux agricoles et celui avec boisements.

Trame verte et papillons de jour en contexte agricole : influence du paysage sur la dispersion, la diversité génétique et la composition des communautés

Résumé : La mise en place Trame Verte et Bleue sur le territoire français a pour vocation de garantir la connectivité fonctionnelle entre habitats. C'est une des réponses politiques qui vise à enrayer le déclin actuel de la biodiversité, lié notamment à la destruction et à la dégradation des habitats. L'objectif de cette thèse est de quantifier l'effet de la connectivité, au regard d'autres facteurs environnementaux, sur la diversité des communautés et la diversité génétique des papillons de jour dans trois régions agricoles. Deux approches sont utilisées pour comprendre les processus qui sous-tendent ces patrons de diversité : i) l'étude de la communauté dans son ensemble et des groupes écologiques qui la compose, ii) l'étude de la résistance des milieux à la dispersion par génétique du paysage sur une espèce : le Myrtil (*Maniola jurtina* L.). Les résultats montrent que même si les caractéristiques locales jouent un rôle plus fort, la structure du paysage influence la composition des communautés. Ainsi, la quantité de terres arables réduit la richesse spécifique, la diversité génétique, et les flux de gènes chez le Myrtil. Les prairies hébergent des communautés diversifiées, incluant des espèces peu fréquentes. Les éléments linéaires enherbés supportent des communautés appauvries, mais favorisent la dispersion et la diversité génétique du Myrtil. La diversité des papillons est plus forte à proximité de boisements : les papillons pourraient bénéficier de ressources sur les lisières ; par ailleurs, les milieux boisés semblent à la fois limiter les flux de gènes du Myrtil tout en accroissant sa diversité génétique. La complémentarité des milieux soulevée ici nous invite à repenser le modèle classique en « sous-trames » indépendantes de la Trame Verte et Bleue. Selon les enjeux de conservation, les espèces et les contextes paysagers, il est nécessaire de distinguer les situations où, parmi un panel d'actions envisageables, améliorer la connectivité est une solution pertinente.

Mots clés : Biodiversité, communauté, connectivité, dispersion, génétique du paysage, *Maniola jurtina*, papillons de jour, traits des espèces

Green veining and butterflies in farmland: landscape effects on dispersal, genetic diversity and composition of communities

Summary: The implementation of the "Green and Blue Infrastructure" in France intends to ensure the functional connectivity of habitats (green veining). It is one of the nature conservation policies which aim to reduce the loss of biodiversity caused by the destruction and degradation of natural habitats. The objective of this work was to quantify the impact of connectivity, in comparison to other environmental factors, on the diversity of butterfly communities and their genetic diversity in three French agricultural regions. Two different approaches were applied to understand the underlying processes driving these diversity patterns: i) the study of the whole community and of the different ecological groups, ii) the study of landscape features resistances to butterfly dispersal using a landscape genetics approach on one species: the Meadow brown (*Maniola jurtina* L.). Our findings show that although local characteristics play a dominant role, landscape context does have an influence on community composition. Arable land cover decreases species diversity, and the Meadow brown genetic diversity and gene flow. Grasslands support more species rich communities, including non-frequent species. Grassy linear landscape elements host impoverished communities, but improve Meadow brown dispersal and enhance its genetic diversity. Species diversity is higher within grasslands in proximity to woody habitats: butterflies may benefit from resources on forest edges; moreover, woodlands seem to limit Meadow brown dispersal while increasing its genetic diversity. The habitat complementarity we evidenced here led us to question the classic model of ecological continuities as a collection of independent sub-networks, one for each type of habitat. According to conservation issues, species under interest and landscape contexts, we also need to identify situations where, among a broad panel of possible conservation actions, increasing connectivity is the most effective solution.

Keywords: Biodiversity, butterflies, community, connectivity, dispersal, landscape genetics, *Maniola jurtina*, species traits